

# **Revisión, Morfología, Filogenia y Evolución de los Dasypodini (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae)**



Sc.M. Mariela Cordeiro de Castro

Director: Dr. Alfredo A. Carlini

Codirectora: Dra. Ana Maria Ribeiro

Tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Naturales

## **Agradecimientos**

Quisiera agradecer a aquellos que de alguna manera brindaron su apoyo durante el desarrollo de este trabajo de tesis.

Agradezco a mi director, Alfredo A. Carlini, por abrirme las puertas de su laboratorio y orientarme con gran dedicación. A mi codirectora, Ana Maria Ribeiro, por sus valiosos consejos.

A Gustavo Scillato-Yané y Jorge Ferigolo, por brindar relevante bibliografía y por compartir sus conocimientos. A Max Langer, por guiar mis primeros pasos en el mundo académico y por su amistad.

A Judith Galkin, Nancy Simmons, Eileen Westwig (AMNH); Suzana Hirooka, Enir Silva (CC); Alfredo Zurita (CTES-PZ); Richard Hulbert, Bruce MacFadden (FLMNH); Georges Lenglet (IRSNB); Jacob Esselstyn (LSU); Alejandro Kramarz (MACN); Javier Sánchez (MEBRG); Castor Cartelle, Luciano Vilaboim (MCL); Jorge Ferigolo, Márcia Jardim (MCN); Rodrigo Machado (MCT); Mario Cozzuol (MHN); Marcelo Reguero, Itatí Olivares, Diego Verzi (MLP); João Oliveira, Sérgio Maia Vaz, Deise Henriques (MNRJ); Jonathan Dunnum (MSB:Mamm); Víctor Pacheco, Rodolfo Salas-Gismondi (MUSM); Mário de Vivo (MZUSP); Frank Zachos (NMW); Daniela Kalthoff (NRM); Jaime Powell (PVL); Pat Holroyd (UCMP); Lillian Bergqvist (UFRJ); Leonardo Avilla (UNIRIO); Erica Mejlon (UPSZTY); Herculano Alvarenga (VT); Daniel Brinkman (YPM); y Kasper Hansen (ZMK), por facilitar el acceso directo o indirecto a los materiales estudiados en esta tesis. A John Flynn por avalar mi visita al AMNH. A Edgardo Latrubesse, Cécile Callou y José Luis Román Carrión, por las comunicaciones personales acerca de ejemplares citados en esta tesis.

A Claudio Barbeito y Ruben Mario, por la pasantía en Histología en la Facultad de Ciencias Veterinarias-UNLP.



A Thiago Gimenes por el auxilio con la preparación de parte del material fotográfico empleado en esta tesis y por el dibujo de la tapa; a Jorge González por los dibujos científicos aquí incluidos.

A CAPES (BEX 0840/10-6) por mi beca doctoral, y a los “Collection Study Grants” del AMNH y del FLMNH, por el apoyo financiero brindado.

A mis compañeros de trabajo Alejo Scarano, Analía Francia, Cecilia Krmpotic, Fernando Galliari, Francisco Orellana, Guadalupe Vilchez, Mara Loza, Martín Ciano y Santiago Rodríguez Bualó, por compartir charlas, ideas, trabajos científicos, y sobretodo por su amistad, que me hizo sentir en casa en estos años en Argentina.

A los paleoamigos Gabi Sobral, Carolina Laurini, Maíra Massarani, Marco Aurélio Gallo de França, Jonathas Bittencourt, Felipe Montefeltro, Estevan Eltink y Mario Bronzatti. A Ana Carolina y Ana Clara Massaro, y a mis innúmeros estimados amigos de la FFCLRP-USP, por su valiosa amistad.

A los jurados, Gustavo Scillato Yané, Graciela Esteban y Martín Ciano, por sus comentarios y sugerencias que enriquecieron esta tesis.

A mi familia, por el cariño y la confianza. A Patricio, por compartir la vida de manera simple y feliz.

## Resumen

Los Dasypodini son reconocidos como uno de los clados más basales de cingulados según análisis filogenéticos morfológicos y moleculares. Conocidos desde el Mioceno medio, sus representantes actuales son el grupo de armadillos con el mayor número de especies y la mayor distribución geográfica latitudinal, ocupando distintos biomas aproximadamente entre los 40° N y los 40° S. En ese contexto, conocer la cladogénesis, diversidad y paleozoogeografía de los Dasypodini fue el objetivo general de esta Tesis. Para ello, diversos ejemplares de cingulados fueron anatómicamente estudiados y comparados, a fin de revisar la sistemática de la tribu y elaborar un análisis cladístico. Desde un punto de vista sistemático, los principales resultados de esta Tesis son: la descripción de una nueva especie para el Mioceno tardío de Ecuador (*Anadasypus aequatorianus*); la descripción de un nuevo género para el Plioceno medio de Venezuela (*Pliodasypus*); la revisión de la composición específica del género *Propraopus*, con la sinonimización entre *P. sulcatus* y *P. grandis*; la revalidación del epíteto genérico *Cryptophractus*, separando la especie viviente *C. pilosus* de *Dasypus*; y la exclusión de *Pachyarmatherium* y de *Eocoleophorus*, cingulados extinguidos de afinidad incierta, de los Dasypodini. De esta manera, los Dasypodini considerados válidos son: *Anadasypus hondanus* Carlini et al., 1997 (Mioceno medio de Colombia); *A. aequatorianus* Carlini et al., 2013 (Mioceno tardío de Ecuador); *Pliodasypus vergelianus* Castro et al., 2014 (Plioceno medio de Venezuela); *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842) (Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina, Brasil, Venezuela, Uruguay, Bolivia y Ecuador); *Dasypus bellus* (Simpson, 1929) (Plioceno tardío–Pleistoceno tardío de Estados Unidos y México); *D. punctatus* Lund, 1840 (Pleistoceno tardío–Holoceno temprano de Brasil); y las especies vivientes *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. hybridus* (Desmarest 1804); *D. kappleri* Krauss, 1862; *D. sabanicola* Mondolfi, 1967; *D. yepesi* Vizcaíno, 1995 y *Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856, algunas de ellas con registros desde el Pleistoceno tardío. Sus diagnosis, así como aquellas de Dasypodini, y de cada género,

fueron establecidas, actualizadas o enmendadas, al igual que sus distribuciones geográficas y cronológicas. También se describió, con base en restos fragmentarios, una posible nueva especie de *Anadasypus* para el Mioceno tardío de Brasil. Desde un punto de vista anatómico, además de proveer una descripción comparativa generalizada del postcráneo de la tribu, se describió el cráneo, la coraza y los osteodermos de cada taxón válido, incluyendo estudios paleohistológicos para algunos de ellos. La morfología del cráneo y del postcráneo fue relacionada con los aspectos ecomorfológicos del grupo, especialmente su dieta y hábito fosorial. En el análisis cladístico, *Peltephilus* (Mioceno temprano–medio de la Argentina) fue seleccionado como grupo externo; el grupo interno incluyó a *Stegosimpsonia* sp. (Eoceno medio–tardío de la Argentina), *Stegotherium* (Mioceno temprano–medio de la Argentina) y todos los Dasypodini considerados válidos. Por medio de una búsqueda exacta, 70 caracteres relativos a características craneanas, mandibulares, postcraneanas, y de la coraza fueron analizados bajo el criterio de máxima parsimonia; los caracteres multiestado fueron tratados como no ordenados. El árbol más parsimonioso obtenido corroboró la hipótesis de una mayor afinidad entre Astegotheriini y Dasypodini, en relación a Stegotheriini; finalmente, la monofilia de Dasypodini también fue corroborada. Se demostró que *Anadasypus* corresponde al clado más basal, seguido por *Pliodasypus*, *Propaopus* y *Cryptophractus*, mientras que *Dasypus* es el clado más derivado y diverso. Además, se estimó la consistencia estratigráfica de la topología y los tiempos de divergencia de cada clado. A base de ello, los principales eventos biogeográficos de los Dasypodini (e.g., participación en el Gran Intercambio Biótico Americano) fueron discutidos. La importancia de la coraza y de los osteodermos como herramienta sistemática fue corroborada, dado que su morfología resultó fundamental para la diagnosis de los taxones, además de soportar la definición de diversos clados. Desde un punto de vista ambiental, se corroboró la hipótesis de que los Dasypodini actuales son más diversos y tienen mayor tamaño en bajas latitudes. Por último, los registros fósiles comprobaron que el grupo estuvo históricamente restringido a ambientes tropicales y subtropicales-templado cálidos de América.

## Abstract

The Dasypodini are recognized as one the most basal clades of cingulates according to morphologic and molecular phylogenetic analysis. Known since the middle Miocene, its living representatives are the group of armadillos with the most species and the widest latitudinal geographic distribution, occupying distinct biomes approximately between 40° N and 40° S. In this context, the general objective of this Thesis was to determine the cladogenesis, the diversity, and the paleozoogeography of the Dasypodini. In order to achieve this, numerous specimens of cingulates were anatomically studied and compared, aiming to revise the systematics of the tribe and to elaborate a cladistic analysis. From a systematic point of view, the main results of this Thesis are: the description of a new species from the late Miocene of Ecuador (*Anadasypus aequatorianus*); the description of a new genus from the middle Pliocene of Venezuela (*Pliodasypus*); the revision of the specific composition of genus *Propraopus*, with the synonymization between *P. sulcatus* and *P. grandis*; the revalidation of the generic epithet *Cryptophractus*, separating the extant species *C. pilosus* from *Dasypus*; and the exclusion of *Pachyarmatherium* and *Eocoleophorus*, extinct cingulates of uncertain affinities, from Dasypodini. Thus, the Dasypodini considered valid are: *Anadasypus hondanus* Carlini et al., 1997 (middle Miocene of Colombia); *A. aequatorianus* Carlini et al., 2013 (late Miocene of Ecuador); *Pliodasypus vergelianus* Castro et al., 2014 (middle Pliocene of Venezuela); *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842) (Pleistocene–early Holocene of Argentina, Brazil, Venezuela, Uruguay, Bolivia, and Ecuador); *Dasypus bellus* (Simpson, 1929) (late Pliocene–late Pleistocene of United States and Mexico); *D. punctatus* Lund, 1840 (late Pleistocene–early Holocene of Brazil); and the extant species *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. hybridus* (Desmarest 1804); *D. kappleri* Krauss, 1862; *D. sabanicola* Mondolfi, 1967; *D. yepesi* Vizcaíno, 1995, and *Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856, some of these with records since the late Pleistocene. Their diagnosis, in addition to the diagnosis of Dasypodini and that of

each genus, were established, updated, or emended, as well as their geographic and chronologic distributions. Based on fragmentary remains, a possible new species of *Anadasypus* from the late Miocene of Brazil was also described. From an anatomic point of view, besides providing a general comparative description of the postcranium of the tribe, the cranium, carapace, and osteoderms of each valid taxon were described, including paleohistological studies for some of them. The morphology of cranium and postcranium was related to ecomorphologic aspects of the group, especially its diet and fossorial habit. In the cladistic analysis, *Peltephilus* (early–middle Miocene of Argentina) was selected as outgroup; the ingroup included *Stegosimpsonia* sp. (middle–late Eocene of Argentina), *Stegotherium* (early–middle Miocene of Argentina), and all Dasypodini considered as valid. By means of an exact search, 70 characters relative to cranial, mandibular, postcranial, and carapacial features were analyzed under maximum parsimony criterion; the multistate character were treated as unordered. The most parsimonious tree obtained corroborated the hypothesis of a closer relationship between Astegotheriini and Dasypodini, in relation to Stegotheriini; the monophyly of Dasypodini was also corroborated. *Anadasypus* is the most basal clade, followed by *Pliodasypus*, *Propaopus*, and *Cryptophractus*, whereas *Dasypus* is the most derived and diverse clade. Also, the stratigraphic consistency of the topology and the divergence time of each clade were estimated. Based on that, the main biogeographic events of Dasypodini (e.g., participation in the Great American Biotic Interchange) were discussed. The importance of the carapace and osteoderms as a systematic tool was corroborated, given that its morphology was fundamental in the diagnosis of taxa, in addition to supporting the definition of many clades. From an environmental point of view, the hypothesis that the extant Dasypodini are more diverse and larger in low latitudes was corroborated. Lastly, the fossil records confirmed that the group has been historically restricted to temperate warm tropical and subtropical environments of America.

# ÍNDICE

<b>Resumen .....</b>	<b>i</b>
----------------------	----------

<b>Abstract .....</b>	<b>iii</b>
-----------------------	------------

<b>Capítulo 1: Introducción.....</b>	<b>1</b>
--------------------------------------	----------

1.1. Xenarthra: sistemática, registro fósil y afinidades.....	1
1.2. Cingulata: Dasypodidae.....	4
1.3. Hipótesis .....	9
1.4. Objetivos.....	9
1.4.1. Objetivo general .....	9
1.4.2. Objetivos específicos .....	9

<b>Capítulo 2: Material y Métodos .....</b>	<b>11</b>
---	-----------

2.1. Material estudiado .....	11
2.2. Metodología.....	13
2.3. Abreviaturas y Símbolos .....	16
2.4. Aspectos taxonómicos y terminología.....	16
2.5. Esquema cronoestratigráfico .....	18
2.6. Medidas utilizadas .....	19
2.7. Técnicas paleohistológicas .....	20
2.8. Análisis cladístico.....	21

<b>Capítulo 3: Sistemática de los Dasypodini .....</b>	<b>23</b>
--	-----------

3.1. Relaciones putativas con <i>Eocoleophorus</i> y <i>Pachyarmatherium</i> .....	24
3.2. Revisión Sistemática de Dasypodini .....	29
Dasypodini .....	30
<i>Anadasypus</i> Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997 .....	30
<i>Anadasypus hondanus</i> Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997 .....	32
<i>Anadasypus aequatorianus</i> Carlini, Castro, Madden y Scillato-Yané, 2014 .....	35
<i>Anadasypus</i> sp. nov.? .....	36
<i>Pliodasypus</i> Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014 .....	40
<i>Pliodasypus vergelianus</i> Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014 ...	40
<i>Propraopus</i> Ameghino, 1881 .....	42
<i>Propraopus sulcatus</i> (Lund, 1842) .....	43
<i>Dasypus</i> Linnaeus, 1758 .....	48
<i>Dasypus bellus</i> (Simpson, 1929) .....	51
<i>Dasypus punctatus</i> Lund, 1840 .....	56
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758 .....	58
<i>Dasypus septemcinctus</i> Linnaeus, 1758 .....	63
<i>Dasypus hybridus</i> (Desmarest, 1804) .....	66
<i>Dasypus kappleri</i> Krauss, 1862 .....	69
<i>Dasypus sabanicola</i> Mondolfi, 1967 .....	72
<i>Dasypus yepesi</i> Vizcaíno, 1995 .....	73
<i>Cryptophractus</i> Fitzinger, 1856 .....	75
<i>Cryptophractus pilosus</i> Fitzinger, 1856 .....	76
 <b>Capítulo 4: Descripción Anatómica Comparativa .....</b>	<b>81</b>
4.1. Cráneo y mandíbula .....	81
4.1.1. Cráneo de <i>Anadasypus</i> .....	84
4.1.2. Cráneo y mandíbula de <i>Propraopus</i> .....	85
4.1.3. Cráneo y mandíbula de <i>Dasypus</i> .....	86

4.1.3. Cráneo y mandíbula de <i>Cryptophractus</i> .....	95
4.2. Dentición .....	97
4.3. Posteráneo .....	100
4.4. Coraza y osteodermos.....	110
4.4.1. Coraza y osteodermos de <i>Anadasypus</i> .....	112
4.4.2. Osteodermos de <i>Pliodasypus</i> .....	115
4.4.3. Coraza y osteodermos de <i>Propraopus</i> .....	116
4.4.4. Coraza y osteodermos de <i>Dasypus</i> .....	118
4.4.5. Coraza y osteodermos de <i>Cryptophractus</i> .....	123
4.5. Microestructura de los osteodermos .....	125
 <b>Capítulo 5: Análisis Cladístico .....</b>	<b>130</b>
5.1. Grupo Interno y Grupo Externo .....	131
5.2. Caracteres .....	133
5.3. Parámetros de Búsqueda.....	143
5.4. Resultados.....	144
5.5. Discusión de los Resultados .....	150
5.6. Consistencia Estratigráfica y Tiempos de Divergencia .....	152
 <b>Capítulo 6: Discusión .....</b>	<b>154</b>
6.1. Aspectos Sistemáticos .....	154
6.2. Aspectos Ecomorfológicos .....	156
6.3. Aspectos Evolutivos y Biogeográficos.....	157
 <b>Capítulo 7: Conclusiones .....</b>	<b>165</b>
 <b>Capítulo 8: Referencias Bibliográficas .....</b>	<b>168</b>



<b>Figuras .....</b>	<b>212</b>
<b>Tablas.....</b>	<b>285</b>
<b>Apéndices.....</b>	<b>290</b>

---

# Capítulo 1

## Introducción

---

### 1.1. Xenarthra: sistemática, registro fósil y afinidades

Los Xenarthra tienen una larga historia relativa a su nomenclatura y composición (Scillato-Yané 1982; Glass 1985). Linnaeus (1758) agrupó a perezosos, osos hormigueros, pangolines, manatíes y elefantes en el orden Bruta, mientras que *Dasypus* fue incluido en Bestiae junto a los suidos, algunos insectívoros y marsupiales; posteriormente, Linnaeus (1789) agregó *Dasypus* a los Bruta, pero reitera equivocadamente su presencia en África y en las Indias Orientales. Cuvier (1798) estableció el orden Edentata, incluyendo a perezosos, osos hormigueros, armadillos, pangolines y cerdos hormigueros, además de reconocer una estrecha relación entre *Megatherium* con los perezosos vivos; el nombre del orden probablemente retoma, sin la debida mención, a “Edentés” o Edentati de Vicq-D’Azyr (1792), refiriéndose a la pérdida o reducción dentaria de sus componentes. A su vez, Gray (1869) reconoció una mayor diversidad de armadillos y los dividió en tres familias, e incluyó observaciones acerca de formas extinguidas. Huxley (1872) excluyó a los pangolines y cerdos hormigueros de Edentata. Con el creciente conocimiento de los fósiles, otros grupos (como los perezosos terrestres y gliptodontes) fueron agregados a Edentata (Ameghino 1889), mientras que otros extra-sudamericanos de morfología convergente (como taeniodontos y palaeonodontos) fueron posteriormente excluidos (Glass 1985). En 1889 Cope propuso Xenarthra para incluir perezosos, osos hormigueros y armadillos. Algunos trabajos modernos (Novacek 1992; Patterson et al. 1992; Gaudin y Wible 1999)

posicionaron Xenarthra y Pholidota en Edentata. Sin embargo, estudios más recientes atribuyen la pérdida de dientes en los pangolines a una convergencia relacionada a la mirmecofagia (Reiss 2001), y análisis filogenéticos sobre bases moleculares los posicionan próximos a los Carnivora (Delsuc et al. 2001; Madsen et al. 2001).

Los estudios moleculares mencionados, al igual que otros (De Jong et al. 1985; Van Dijk et al. 1999), soportan la monofilia de Xenarthra. Desde el punto de vista morfológico, también es fuertemente aceptada la monofilia del grupo. Su sinapomorfía ampliamente reconocida es la presencia de articulaciones accesorias (articulaciones xenartrales) en las vértebras torácicas posteriores y lumbares (Engelmann 1985; Patterson et al. 1992; Gaudin 1999). Otras sinapomorfías propuestas son la presencia de sinsacro y de metapófisis vertebrales alargadas, porción esternal de las costillas osificadas, reducción de la dentición y baja tasa metabólica (Hoffstetter 1958; Paula-Couto 1979; Scillato-Yané 1982, Scillato-Yané et al. 1995; Engelmann 1985). El grupo se habría originado en América del Sur, aunque taxones provenientes de otras regiones (*Ernanodon antelios*, Paleoceno superior de China y *Eurotamandua joresi*, Eoceno medio de Alemania) hayan sido sugeridos en algún momento como pertenecientes (Ding, 1979; Storch 1981), lo que fue posteriormente descartado (Carlini et al. 1994; Gaudin 1999; McDonald 2003).

Los Xenarthra están entre los componentes más frecuentes y diversos en las faunas cenozoicas sudamericanas, y sus representantes actuales corresponden a una pequeña fracción de la diversidad pasada del grupo, con más de 160 géneros (Hoffstetter 1958; Paula-Couto 1979; Mones 1986; McKenna y Bell 1997). Fueron probablemente los mamíferos sudamericanos de mayor suceso en el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), llegando hasta Alaska y sufriendo una cladogénesis en América del Norte (Stock 1942; Shaw y McDonald 1987; McDonald 2005; McDonald y Naples 2007). La mayoría de las 31 especies actuales, clasificadas tradicionalmente en 14 géneros, y en 15 géneros en la presente tesis, es endémica de América del Sur y Central; solamente *Dasypus novemcinctus* se encuentra en América del Norte, mientras que *Tamandua* y *Myrmecophaga* llegan a México (Wetzel 1985;

Wilson y Reeder 2005; Aguiar y da Fonseca 2008). Aunque las selvas húmedas tropicales y las sabanas formen las áreas primarias de su distribución, los Xenarthra ocupan hábitats tan diversos como la puna andina, el sur de la Patagonia, el monte, la zonas semiáridas del chaco y de la caatinga (Wetzel 1982). Son los únicos mamíferos que desarrollaron una cobertura dérmica mineralizada (osteodermos), que se puede presentar tanto como una coraza completa cuanto como elementos aislados embebidos en el tegumento (Scillato-Yané 1982; McDonald 2003), y que aumenta grandemente el potencial de fosilización del grupo (Fericola y Vizcaíno 2008).

La biogeografía histórica, diversificación morfológica y las relaciones filogenéticas de los Xenarthra con los demás mamíferos son temas controversiales. Desde un punto de vista morfológico, la mezcla entre posibles especializaciones y plesiomorfías dificulta la determinación de sus afinidades (Paula-Couto 1979). Entre los caracteres de interpretación discutida está la presencia de septomaxilar (o narial), porción esternal de las costillas osificadas, sinsacro, *uterus simplex* y mecanismos termorregulatorios peculiares, así como la ausencia del mesetmoide y la reducción o pérdida del esmalte dentario (Fericola, 1981), entre otros.

Basadas en datos moleculares, se destacan tres hipótesis principales de relación: 1) Xenarthra sería el grupo hermano de los demás placentarios (Epitheria; Shoshani y McKenna 1998); 2) Afrotheria sería el primer clado de placentarios en divergir, seguidos por Xenarthra como grupo hermano de Boreoeutheria (i.e., Euarchontoglires + Laurasiatheria) (hipótesis Exafroplacentalia; Waddell et al. 2001); y 3) un clado monofilético conteniendo Xenarthra y Afrotheria sería el grupo hermano de Boreoeutheria (hipótesis Atlantogenata; Waddell et al. 1999) (Figura 1.1). Mientras que la mayoría de los estudios de grandes conjuntos de datos moleculares favorecen la hipótesis Exafroplacentalia (Madsen et al. 2001; Murphy et al. 2001a, b; Waddell et al. 2001; Amrine-Madsen et al. 2003), análisis de subconjuntos de genes, secuencias de aminoácidos y el muestreo más extenso de taxones soportan la hipótesis Atlantogenata (Madsen et al. 2001; Murphy et al. 2001a, b; Delsuc et al. 2002; Douady y Douzery 2003; Hallström et al. 2007; Murphy et al. 2007; Prasad et al.

2008). Otros estudios han investigado las posibles sinapomorfías morfológicas de los Atlantogenata (Asher et al. 2009; Ciancio et al. 2012). En una visión heterodoxa, Reyes et al. (2004) apuntan a Afrotheria como clado más basal, seguido por Laurasiatheria, mientras que Xenarthra estaría en una posición más derivada junto a Euarchontoglires. En cuanto al tiempo de divergencia de los Xenarthra, estimaciones con base en relojes moleculares llegan al Cretácico temprano (Springer y Murphy 2007), pero no hay evidencia paleontológica que lo soporte (Asher et al. 2005; Wible et al. 2007).

Los Xenarthra se dividen en Cingulata Illiger, 1811 (armadillos, pampaterios y gliptodontes) y Pilosa Flower, 1883 (perezosos y osos hormigueros); este a su vez se subdivide en Vermilingua Illiger, 1811, compuesto por los osos hormigueros, y en Tardigrada Latham y Davies, 1795 (= Folivora *sensu* Delsuc et al. 2001; = Phyllophaga *sensu* Fariña et al. 2003), que incluye los perezosos. Estudios basados en datos morfológicos y moleculares de distintas naturalezas soportan la monofilia de los tres subgrupos (De Jong et al. 1985; Engelmann 1978, 1985; Sarich 1985; Murphy et al. 2001; Delsuc et al. 2001, 2002, 2004; Gaudin 2004). En cuanto a los tiempos de divergencia, se estima por medio de relojes moleculares que Cingulata y Pilosa habrían divergido hace cerca de 65 Ma, próximo al límite Cretácico-Paleógeno (Delsuc et al. 2004, 2012) (Figura 1.2), aunque no hay datos empíricos que lo corroboren.

## 1.2. Cingulata: Dasypodidae

Numerosos caracteres morfológicos soportan la monofilia de los Cingulata (Engelmann 1978, 1985; Gaudin y Wible 2006), pero sus relaciones internas aún son controversiales. Tradicionalmente, son subdivididos en Glyptodontoidea Gray, 1869, que agrupan a Glyptodontidae y Palaeopeltidae, y Dasypodoidea Gray, 1821, que circunscriben a Dasypodidae, Peltephilidae y Pampatheriidae (Simpson 1945; Hoffstetter, 1958; Paula-Couto, 1979; Scillato-Yané 1982); esta división ha sido

corroborada por algunos estudios filogenéticos y estimada en 45–48 Ma (De Iullis et al. 2000). Sin embargo, otras clasificaciones apuntan a una mayor afinidad entre pampaterios y gliptodontes, y algunas señalan la parafilia de Dasypodidae *sensu lato* (Patterson y Pascual 1968, 1972; Patterson et al 1989; Engelmann 1978, 1985; McKenna y Bell 1997; Gaudin y Wible 2006; Góis 2013) (Figura 1.3). Mientras que los Palaeopeltidae aún son de difícil diagnosis debido a la escasez de registros (Carlini y Zurita 2010), los datos paleontológicos evidencian que los cuatro principales grupos de cingulados (gliptodontes, pampaterios, dasipódidos y peltefílidos) estaban definidos por lo menos en el Eoceno (Scillato-Yané 1986; Carlini et al. 2005a, 2010).

Los **Cingulata** portan una coraza dorsal (Figura 1.4), formada por cientos de osteodermos con diferentes grados de relación entre ellos, a su vez revestidos externamente por escamas córneas epidérmicas. Están generalmente divididos en un casquete cefálico (que recubre la parte dorsal del cráneo), una coraza dorsal (cuya morfología varía en los distintos grupos de cingulados) y un estuche caudal (que puede estar conformado por anillos y/o por un tubo caudal). En los armadillos actuales, así como en los pampaterios, la coraza dorsal presenta un escudo fijo anterior (escudo escapular) y un posterior (escudo pélvico) separados por un número variable de bandas móviles, las cuales son formadas por osteodermos imbricados y confirieren mayor movilidad a la coraza; la hilera posterior del escudo escapular y la hilera anterior del escudo pélvico están compuestas por osteodermos semimóviles, o sea, que se articulan por suturas con los osteodermos fijos y de manera móvil con los osteodermos móviles (Ameghino 1889; Scillato-Yané 1982; McDonald 2003; Soilbelzon et al. 2012). Algunos armadillos, como *Chaetophractus*, también presentan bandas nucales entre el escudete cefálico y el escudo escapular (Krmptotic et al. 2009). Otros, como *Stegotherium* Ameghino, 1887, no presentaban un escudo escapular propiamente dicho, siendo que los osteodermos de esa región estaban dispuestos en bandas móviles, mientras que la presencia de escudo pélvico en este taxón es dudosa (Scott 1903–1904; González-Ruiz y Scillato-Yané 2008).

Dado que la ornamentación de la superficie de los osteodermos (i.e., dibujo,

perforaciones pilíferas, vasculares y glandulares, etc.) es característica y distintiva, históricamente muchos de los taxones reconocidos fueron erigidos a base de ellos (Ameghino 1902a, b; Simpson 1948; Hoffstetter 1958; Scillato-Yané 1982; Vizcaíno 1994; Carlini et al. 1997, 2010). A pesar de ser los elementos más frecuentemente preservados para los Cingulata y de gran valor sistemático (Carlini et al. 2004a, 2010; Ciancio y Carlini 2008a; González-Ruiz y Scillato-Yané 2008; Ciancio et al. 2013), escasos son los estudios cladísticos que han incorporado datos relativos a los osteodermos (Carlini y Scillato-Yané 1993; Abrantes y Bergqvist 2006; Croft et al. 2007; Ciancio 2010; Castro et al. 2013a). Mas allá de críticas en contra a la codificación de caracteres con base en osteodermos aislados (Porpino et al. 2009), el análisis de fragmentos de coraza asociado a una evaluación detallada de la variación morfológica entre sus distintas porciones han colaborado a elucidar la relación entre taxones en aquellos estudios.

Con más de 100 especies extinguidas reconocidas (Scillato-Yané 1980), los **Dasypodidae** Gray, 1821 actualmente se distribuyen en hábitats variados e incluyen animales de pequeño a medio porte, muchos de ellos fosoriales y de hábitos preferentemente crepusculares (Scillato-Yané 1982; Wetzel 1985). Presentan un amplio rango de hábitos alimentarios, generalmente omnívoros y oportunistas, lo que se asocia a su gran diversidad taxonómica (Redford y Eisenberg 1992; Carlini y Zurita 2010). Generalmente presentan cráneo bajo y elongado, de porción anterior triangular, orificios nasales externos con orientación anteroventral, acentuada constricción interorbitaria, ausencia de límite óseo posterior de la órbita, extenso paladar óseo y gran desarrollo de la cresta nugal dorsal; tal morfología craneana guardaría relación con su dieta y hábito fosorial (Ferigolo 1981). Los más antiguos Dasypodidae conocidos ya presentaban caracteres anatómicos similares a aquellos de los representantes vivientes, indicando que su morfología general ha sido conservada en gran medida (Scillato-Yané 1982).

Incluyen a unas 21 especies vivientes divididas en los subgrupos Tolypeutinae Gray, 1865, Euphractinae Winge, 1923 y Dasypodinae Gray, 1821 *sensu* McKenna y

Bell (1997), mientras que Wetzel (1985) también reconoce a Chlamyphorinae, confrontando su pertenencia a Euphractinae. Análisis filogenéticos basados en datos morfológicos muy generales (Engelmann 1978, 1985) posicionaron a los eufractinos como más basal, mientras que estudios de morfología de los espermatozoides (Cetica et al. 1998) y filogenéticos posteriores (Delsuc et al. 2002, 2004, 2012; Gaudin y Wible 2006) encuentran a Dasypodinae en dicha posición (Figuras 1.2 y 1.3).

La mayoría de los Dasypodidae conocidos entre el Paleoceno tardío y el Mioceno provienen de la Patagonia argentina y son compuestos primariamente por osteodermos (Ameghino 1902a, b, 1906; Scott 1903-04; Simpson 1948; Ciancio y Carlini 2008a; Carlini et al. 2010). Restos más completos se conocen a partir del Eoceno tardío (Casamayorenses), aunque poco numerosos hasta el Mioceno temprano (Hoffstetter 1958; Kay et al. 1999). Sin embargo, los dasipódidos actuales muestran mayor diversidad en selvas y sabanas tropicales (Wetzel 1985), lo que lleva a la hipótesis de que sus principales eventos cladísticos hayan ocurrido en los ambientes tropicales de América del Sur (Scillato-Yané 1986; Vizcaíno 1990; Carlini et al. 1997, 2010, 2014; Ciancio et al. 2013). Desde un punto de vista paleoambiental, algunos taxones han sido utilizados para inferir acerca de vegetación y clima (Vizcaíno 1994; Carlini y Scillato-Yané 1999b; Carlini et al. 2005a, b, 2010). Además, se mostraron relevantes como herramienta biocronológica (Carlini et al. 2002a, b, c; 2004a, b; 2005a, b; Ciancio et al. 2005; Ciancio 2010).

Los **Dasypodinae** están agrupados en tres tribus: Astegotheriini Ameghino, 1906, Stegotheriini Ameghino, 1889 y Dasypodini Gray, 1821; la presencia de escamas córneas superpuestas a dos o más osteodermos contiguos, así como caracteres craneanos (rostro alargado y estrecho, ectotimpánico anular, paladar óseo prolongado, mandíbula delgada y con rama ascendente baja) y dentarios (dientes proporcionalmente muy pequeños, serie dentaria superior que comienza posteriormente a la sutura premaxilar-maxilar), han sido propuestos como caracteres diagnósticos de este grupo (Scillato-Yané 1982; Vizcaíno 1994; Ciancio y Carlini 2008a, b; Carlini et al. 2009). Los Astegotheriini representan los más antiguos



xenarthros conocidos, con fósiles atribuidos al Paleógeno temprano de Brasil (Paula-Couto 1949; Scillato-Yané 1976; Oliveira y Bergqvist, 1998; Bergqvist et al. 2004) y Argentina (Ameghino 1902a; Simpson 1948; Vizcaíno 1994; Tejedor et al. 2009; Carlini et al. 2010). Ellos incluyen siete géneros: *Astegotherium* Ameghino 1902; *Prostegotherium* Ameghino, 1902; *Pseudostegotherium* Ameghino, 1902; *Stegosimpsonia* Vizcaíno, 1994; *Nanoastegotherium* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997; *Riostegotherium* Oliveira y Bergqvist, 1998; y *Parastegosimpsonia* Ciancio, Carlini, Campbell y Scillato-Yané 2013 (Vizcaíno 1994; Carlini et al. 1997; Oliveira y Bergqvist 1998; Ciancio et al. 2013), distribuidos desde el Itaboraiense al Laventense. Los Stegotheriini están conformados por un género nominado, *Stegotherium* Ameghino, 1887 del Mioceno temprano-medio, y por al menos tres más del Eoceno al Oligoceno (Casamayorenses–Deseadenses) de Argentina y Chile (Scott 1903-04; González-Ruiz y Scillato-Yané 2008; Fernicola y Vizcaíno 2008; Carlini et al. 2010). A su vez, los Dasypodini están compuestos por los géneros: *Anadasypus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997, *Pliodasypus* Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014, *Propraopus* Ameghino, 1881, *Dasypus* Linnaeus, 1758 y *Cryptophractus* Fitzinger 1856. Además, *Dasypodon* Castellanos, 1925, *Pachyarmatherium* Downing y White, 1995 y *Eocoleophorus* Oliveira, Ribeiro y Bergqvist, 1997 han sido previamente referidos a Dasypodini (Abrantes et al. 2005; Pessôa et al. 2008; Oliveira et al. 2013), pero tal atribución no es corroborada en la presente tesis, conforme lo que se detalla en el Capítulo 3.

Análisis filogenéticos basados en la morfología de cráneo y postcráneo (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Billet et al. 2011) encontraron fuerte sustento al clado formado por *Stegotherium* y *Dasypus*, pero los Astegotheriini no fueron evaluados, ya que son conocidos principalmente por osteodermos aislados.

Así, la relevancia de los Dasypodinae puede ser percibida en los siguientes aspectos: 1) incluyen a los xenarthros más antiguos conocidos (i.e., los Astegotheriini); 2) son los más ampliamente distribuidos (temporal y geográficamente) y más

especiosos en la actualidad (i.e., *Dasypus*); 3) fueron los únicos dasipódidos que formaron parte del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), inclusive con posibles eventos de reingreso en América del Sur (Carlini y Zurita 2010; Castro et al. 2014a), lo que puede revelar patrones biogeográficos aún no evaluados; y 4) cuentan con diversos taxones vivientes, lo que permite analizar la variación morfológica intraespecífica con adecuado fundamento, la cual ha sido poco discutida para los fósiles.

### **1.3. Hipótesis**

A base de lo expuesto, se generaron las siguientes hipótesis que se contrastan en esta tesis:

- Los Dasypodini derivan de primitivos Astegotheriini que se mantuvieron en bajas latitudes de América del Sur en el Cenozoico medio tardío.
- Los Dasypodini son más diversos en bajas latitudes de climas cálidos y húmedos.
- Los Dasypodini actuales incrementan su tamaño hacia el Ecuador en coincidencia con un gradiente térmico ascendente.

### **1.4. Objetivos**

#### **1.4.1. Objetivo general**

Obtener un conocimiento comprensivo de la cladogénesis, diversidad y paleozoogeografía de los Dasypodinae-Dasypodini, reconociendo las principales líneas filéticas, su caracterización y sus relaciones.

#### **1.4.2. Objetivos específicos**

1) Revisar la diversidad de los Dasypodini, caracterizando primariamente la morfología de sus corazas y osteodermos (ornamentación, variación y morfología interna en secciones), y secundariamente su esqueleto (cráneo y postcráneo).

2) Investigar las cuestiones sistemáticas controvertidas que involucran el grupo, i.e., composición específica de los géneros *Propaopus* y *Dasypus*, afinidades con *Eocoleophorus* y *Pachyarmatherium*.

3) Proponer una filogenia para el grupo basada en datos craneanos, postcraneanos y relativos a los osteodermos, que incluya a los Astegotheriini.

4) Desde el punto de vista paleobiogeográfico, considerar cuáles fueron las distribuciones de las distintas especies y evaluar la posible relación entre el tamaño vs. condiciones ambientales de las áreas de distribución.

---

## Capítulo 2

### Material y Métodos

---

#### 2.1. Material estudiado

En la presente tesis fueron citados ejemplares depositados en las instituciones listadas abajo (Figura 2.1). Su numeración representa: <sup>(1)</sup> visitada personalmente; <sup>(2)</sup> accedida por medio de préstamos; <sup>(3)</sup> accedida por medio de fotografías; y <sup>(4)</sup> materiales no analizados. Un listado completo del material estudiado para cada especie de Dasypodini se encuentra en la revisión sistemática (Capítulo 3), así como en el Apéndice 1; el Apéndice 2 lista otros cingulados que han sido analizados para el estudio comparativo y cladístico.

- <sup>(1)</sup> **AAC**, Colección Alfredo A. Carlini, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

- <sup>(1)</sup> **AMNH**, American Museum of Natural History, New York, EE.UU.

- <sup>(2)</sup> **AMU-CURS**, Colección de Paleontología de Vertebrados de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela

- <sup>(3)</sup> **CC**, Museu de Arqueológico e Paleontológico Casa Dom Aquino, Cuiabá, Brasil

- <sup>(2)</sup> **CTES-PZ**, Colección Paleozoología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina

- <sup>(1)</sup> **FLMNH**, Florida Museum of Natural History, Gainesville, EE.UU.

- <sup>(2)</sup> **IGM**, INGEOMINAS, Bogotá, Colombia

- <sup>(3)</sup> **IRSNB**, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruselas, Bélgica
- <sup>(3)</sup> **LSU**, Lousiana State University, Museum of Zoology, Baton Rouge, EE.UU.
- <sup>(2)</sup> **LPP/UFAC**, Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Brasil
- <sup>(1)</sup> **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina
- <sup>(4)</sup> **MBUCV**, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela
- <sup>(1)</sup> **MCL**, Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica (PUC) Minas, Belo Horizonte, Brasil
- <sup>(1)</sup> **MCN**, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil
- <sup>(1)</sup> **MCT-M**, Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil
- <sup>(3)</sup> **MEPN**, Museo de Historia Natural “Gustavo Orcés”, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador
- <sup>(4)</sup> **MEBRG**, Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande, Parque Nacional “Henri Pittier”, Maracay, Venezuela
- <sup>(1)</sup> **MHN**, Museu de História Natural e Jardim Botânico, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil
- <sup>(4)</sup> **MHNLS**, Museo de la Sociedad de Ciencias La Salle, Caracas, Venezuela
- <sup>(1)</sup> **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina
- <sup>(3)</sup> **MNPA-V**, Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico, Vertebrados, Tarija, Bolivia
- <sup>(1)</sup> **MNRJ**, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil
- <sup>(3)</sup> **MSB:Mamm**, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque, EE.UU.

- (2) **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina
- (1) **MUSM**, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú
- (1) **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil
- (4) **NHM**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido
- (3) **NMW**, Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria
- (3) **NRM**, Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo, Suécia
- (1) **PVL**, Colección de Paleovertebrados, Fundación “Miguel Lillo”, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina
- (4) **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania
- (1) **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, EE.UU.
- (1) **UFRJ-DG**, Coleção de Paleontologia de Vertebrados, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil
- (1) **UNIRIO-PM**, Coleção de Paleontologia, Laboratório de Mastozoologia, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
- (4) **UPSZTY**, Museo de la Evolución, Universidad de Uppsala, Suecia
- (1) **VT**, Museu de História Natural de Taubaté, São Paulo, Brasil
- (1) **YPM-VPPU**, Princeton University Collection at Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, EE.UU.
- (3) **ZMK**, Zoologisk Museum, Copenhagen, Dinamarca.

## 2.2. Metodología

La presente tesis fue desarrollada siguiendo las etapas mencionadas abajo:

- Revisión bibliográfica
- Análisis de materiales depositados en colecciones científicas
- Estudios anatómicos y comparación de dichos materiales

- Revisión sistemática de los Dasypodini
- Selección de caracteres y desarrollo de un análisis filogenético
- Interpretación y contrastación de los resultados

Parte de los resultados de esta tesis se encuentran desarrollados en las publicaciones (A.1 a A.6) y resúmenes de eventos científicos (B.1 A B.7) detallados abajo:

A.1) Ciancio, M.R., Castro, M.C., Galliari, F.C., Carlini, A.A. y Asher, R.J. (2012). Evolutionary implications of dental eruption in *Dasypus* (Xenarthra). *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 1–8.

A.2) Castro, M.C., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J. y Langer, M.C. (2013a). Redescription of *Dasypus punctatus* Lund, 1840 and considerations on the genus *Propaopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Cingulata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 434–444.

A.3) Castro, M.C., Avilla, L.S., Freitas, M.L. y Carlini, A.A. (2013b). The armadillo *Propaopus sulcatus* (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil and a revised synonymy with *Propaopus grandis*. *Quaternary International*, 317: 80–87.

A.4) Carlini, A.A., Castro, M.C., Madden, R.H. y Scillato-Yané, G.J. (2014). A new species of Dasypodidae (Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene of northwestern South America: implications in the Dasypodini phylogeny and diversity. *Historical Biology*: 26(6): 728–736.

A.5) Castro, M.C., Carlini, A.A., Sánchez, R. y Sánchez-Villagra, M.R. (2014a). A new Dasypodini armadillo (Xenarthra: Cingulata) from San Gregorio Formation, Pliocene of Venezuela: affinities and biogeographic interpretations. *Naturwissenschaften*, 101: 77–86.

A.6) Castro, M.C., Ciancio, M.R., Pacheco, V., Salas Gismondi, R.M., Bostelmann, E., Carlini, A.A. (2014b). Reassessment of the hairy long-nosed

armadillo “*Dasypus*” *pilosus* (Xenarthra, Dasypodidae) and revalidation of the genus *Cryptophractus* Fitzinger, 1856. Enviado a *Zootaxa*.

B.1) Castro, M.C., Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2010). Sobre la dentición de *Dasypus* (Dasypodidae, Cingulata, Xenarthra): morfología y posibles homologías. *XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 91. Bahía Blanca, Argentina.

B.2) Ciancio, M.R., Vieytes, E.C., Castro, M.C. y Carlini, A.A. (2010). Estructura del esmalte en *Dasypus* (Xenarthra, Dasypodidae), consideraciones filogenéticas preliminares. *XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 89. Bahía Blanca, Argentina.

B.3) Castro, M.C., Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2011). Evolución de los Dasypodinae (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae) y su relación con grandes eventos climáticos cenozoicos. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes. San Juan, Argentina.

B.4) Castro, M.C., Ciancio, M.R., Galliari, F.C., Asher, R.J. y Carlini, A.A. (2011). Análisis cuantitativo de la erupción dentaria en *Dasypus* (Mammalia, Xenarthra): implicancias evolutivas. *XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes. La Plata, Argentina.

B.5) Castro, M.C. y Carlini, A.A. (2013). Novos materiais de *Anadasypus* (Xenarthra: Cingulata) para o Mioceno da Colombia e do Equador. *XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Resumos: 217–218. Gramado, Brasil.

B.6) Castro, M.C., Carlini, A.A., Sánchez-Villagra, M. y Sánchez, R. (2013). Um novo Dasypodini (Xenarthra: Cingulata) para o Plioceno da Venezuela: afinidades e contexto biogeográfico. *XXIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Resumos: 218–219. Gramado, Brasil.

B.7) Castro, M.C., Ciancio, M.R., Vieytes, E.C., y Carlini, A.A. (2014c). Enamel in *Dasypus* (Xenarthra, Cingulata): phylogenetic relevance. *4th International Paleontological Congress*, Abstracts: 676. Mendoza, Argentina.



### 2.3. Abreviaturas y Símbolos

En esta tesis se utilizan las siguientes abreviaturas y símbolos:

- **IC**, índice de consistencia
- **Fm.**, Formación
- **GIBA**, Gran Intercambio Biótico Americano
- **ka**, miles de años
- **Ma**, millones de años
- **Mb.**, Miembro
- **MPT**, *most parsimious tree* (árbol más parsimonioso)
- **msnm**, metros sobre el nivel del mar
- **OTU**, *Operational Taxonomic Unit* (Unidad Taxonómica Operativa)
- **IRe**, índice de retención
- **ICE**, índice de consistencia estratigráfica
- †, taxon extinguido

### 2.4. Aspectos taxonómicos y terminología

Las cuestiones relativas a nomenclatura siguen el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999). Las listas sinonímicas fueron elaboradas para los taxones extinguidos y registros fósiles de las especies vivientes de *Dasypus*, para las cuales las listas sinonímicas pueden ser encontradas en Wetzel et al. (2007). Tanto para taxones extinguidos cuanto para vivientes, el concepto de especie adoptado es el taxonómico/morfológico. Se define especie taxonómica como una inferencia de los caracteres y límites probables para una especie morfológica con base en la observación de una serie de especímenes (Simpson 1943). A su vez, la especie morfológica es aquella distinguible por diferencias morfológicas evidentes (Simpson 1951). Se siguen los criterios morfológico, de asociación y de distribución con el objetivo de establecer las especies de manera no-arbitraria, de modo que la presencia

de discontinuidad (i.e., variación no superpuesta entre los grupos comparados) morfológica, geográfica y/o temporal basa su definición. Las subespecies, originalmente concebidas como una manera de documentar la variación geográfica de caracteres morfológicos dentro de una especie viviente (Braby et al. 2012), tienen aplicación infrecuente y controvertida en paleozoología, ya que las condiciones de gran tamaño, amplia distribución geográfica y contemporaneidad de las muestras difícilmente son satisfechas (Simpson 1943). Sin embargo, para animales vivientes comúnmente no se adoptan criterios morfológicos, sino exclusivamente criterios geográficos o moleculares, o incluso no se aclara cual criterio fue utilizado para la delimitación de subespecies (e.g., Wetzel et al. 2007). Debido a eso, la presente tesis no considera las posibles subespecies de *Dasypus*. En cuanto a la caracterización de los taxones en la revisión sistemática (Capítulo 3), los géneros presentan los ítems especie tipo, especies referidas (las que se consideran válidas en esta tesis según los criterios expuestos en el Capítulo 3), distribución cronológica y geográfica, diagnosis y comentarios; las especies cuentan con los ítems material tipo, localidad tipo, material revisado, distribución cronológica y geográfica, diagnosis y comentarios. Los comentarios se refieren principalmente a aspectos históricos, nomenclatoriales y referentes a las localidades de colecta. La diagnosis de *Dasypus* y de sus especies vivientes incorporan solamente datos osteológicos, a fin de hacerlas comparables con aquellas de los taxones fósiles. Diagnosis que contemplen tejidos blandos y/o genéticas de las especies de *Dasypus* pueden ser encontradas en McBee y Baker (1982), Wetzel y Mondolfi (1979), Wetzel (1985) y Wetzel et al. (2007).

Para las distintas partes de la coraza de los armadillos, se adoptan los términos escudete cefálico, escudo escapular, bandas móviles, escudo pélvico y estuche caudal (Carlini et al. 1997; Soibelzon et al. 2010, 2012). Para describir la morfología y ornamentación de los osteodermos se sigue la terminología adoptada por las publicaciones recientes en dasipódidos (Hill 2006; Krmpotic et al. 2009; Ciancio et al. 2013) (Figura 2.2). Corazas muy completas de especies fósiles como *A. hondanus* y *P. sulcatus*, así como corazas de *Dasypus* actuales, fueron analizadas de manera

detenida con el objetivo de reconocer la variación y diferencias morfológicas de los osteodermos relativas a la posición. Se observa que los osteodermos de las porciones periféricas de la coraza son generalmente de menor tamaño, menos simétricos y/o presentan ornamentación más simple. Por esa razón, la región medial fue seleccionada para basar la descripción de los elementos fijos y móviles. Se analizó principalmente su forma, textura de la superficie, forma de los surcos, número y distribución de los forámenes pilíferos.

La terminología utilizada para la descripción de la anatomía craneana sigue los trabajos de Wible y Gaudin (2004) y Wible (2010). Para el postcráneo, se ha adoptado la terminología presente en trabajos de anatomía general de mamíferos (Flower 1885; Paula-Couto 1979), así como en diversos trabajos que cuentan con descripciones parciales del postcráneo de cingulados (Macalister 1875; Simpson 1931; Cifelli 1983; MacPhee 1994; Rose y Emry 1993; Vizcaíno y Milne 2002; Milne et al. 2009; Szalay y Schrenk 1998; Rose et al. 2005; Costa y Vizcaíno 2010; Galliari et al. 2010; Milne y O'Higgins 2012).

## **2.5. Esquema cronoestratigráfico**

La escala de tiempo local del Cenozoico continental sudamericano está basada en la secuencia estratigráfica portadora de mamíferos que aflora en la parte austral de América del Sur (Pascual et al. 1965; Marshall et al. 1984). Para el Neógeno, la mayoría de las unidades bioestratigráficas fue identificada en el actual territorio de la Provincia de Buenos Aires (Cione y Tonni 2005). Aunque se haya extrapolado ese esquema a varias partes de América del Sur austral, su correlación con gran parte de las secuencias del resto del continente está todavía pobremente corroborada (Cione y Tonni 1996, 2005; Oliveira 1999; Ubilla et al. 2004; Carlini y Tonni 2000). Según Cione y Tonni (2005) y Cione et al. (2007), las Edades Mamífero (o *Land Mammal ages* en inglés) de América del Sur, primariamente basadas en el esquema original de

Ameghino (1909; ver Cione y Tonni 1995), corresponden a edades formales basadas en pisos pobremente definidos y tienen valor continental.

La presente tesis adopta el esquema de unidades cronoestratigráficas de Cione y Tonni (2005) para el lapso Mioceno medio a la Actualidad, tentativamente extrapolado para otras partes de América del Sur; para el Mioceno temprano se sigue el esquema de Edades Mamífero de Flynn y Swisher III (1995) y para la delimitación del Laventense (Mioceno medio) se sigue Madden et al. (1997). Para el Neógeno y Cuaternario de América del Norte se sigue el esquema biocronológico detallado por Bell et al. (2004) y Tedford et al. (2004). Eventuales menciones a unidades biocronológicas paleógenas siguen el cuadro presentado por Vucetich et al. (2007). La Figura 2.3 presenta una síntesis de los esquemas cronoestratigráficos para el Neógeno y Cuaternario de América del Sur y América del Norte, a su vez correlacionados a la Escala Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al. 2013).

## 2.6. Medidas utilizadas

Las medidas expresadas en esta tesis están en milímetros (mm) y se obtuvieron con calibre con un error de 0,1 mm.

Para el cráneo fueron tomadas las siguientes medidas (Figura 2.4):

- **AC**, ancho bicigomático
- **IR**, índice rostral, calculado como la razón entre LR y LMC
- **LMC**, longitud máxima del cráneo
- **LR**, longitud del rostro al nivel sagital, definida como la distancia entre foramen lacrimal y la extremidad anterior del cráneo

En cuanto a las medidas corporales, se consideró (Figura 2.5):

- **BM**, número de bandas totalmente móviles
- **LC**, longitud de la cola
- **LCC**, longitud cabeza–cuerpo

- **NB4**, número de osteodermos en la cuarta banda móvil

Para los osteodermos fueron tomadas las siguientes medidas (Figura 2.6):

- **AM**, ancho máximo
- **AP**, longitud antero-posterior sobre la línea media
- **AP-po**, longitud de la porción ornamentada, para los elementos móviles
- **E**, espesor máximo del cuarto posterior sobre la línea media, para los elementos fijos
- **E-dh**, espesor en la depresión horizontal, para los elementos móviles

### 2.7. Técnicas paleohistológicas

La morfología interna y la microestructura de los osteodermos han sido utilizadas como una herramienta adicional en la sistemática de los Cingulata, permitiendo la comparación entre elementos fósiles y actuales, además de la realización de inferencias paleoecológicas (Holmes y Simpson 1931; Enlow y Brown 1958; Krmpotic et al. 2005, 2009; Hill 2006; Ciancio et al. 2007; Ciancio y Carlini 2007; Carlini et al. 2008a; Chávez-Aponte et al. 2008; Wolf et al. 2011; Da Costa Pereira et al. 2014). Hill (2005) demostró que la inclusión de caracteres relativos a los osteodermos en análisis filogenéticos puede tener efecto significativo en la reconstrucción de la filogenia, especialmente aumentando la resolución en clados pobremente conocidos. Esto es particularmente importante en taxones extinguidos, ya que gran parte del registro fósil consiste de osteodermos aislados, como es el caso de los Cingulata (Hill 2006).

En la presente tesis, se estudió la morfología interna y la microestructura de los osteodermos fósiles de *Stegotherium variegatum* (AR 10-133), *Pachyarmatherium leisey* (FLMNH 255211), *Anadasypus hondanus* (IGM 183862), *Propraopus sulcatus* (CTES-PZ AT 04-45), *Dasypus bellus* (FLMNH 2478), *D. punctatus* (MCL 30371 y 30686) y *D. novemcinctus* (MCL 30402 y 30431), así como los osteodermos secos de *D. novemcinctus* (AAC 189) y *D. hybridus* (AAC 188). Siguiendo el protocolo

descrito por Krmpotic et al. (2009), los osteodermos fueron inicialmente preparados mecánicamente para extracción de sedimentos gruesos. Luego fueron sumergidos en una solución de peróxido de hidrógeno 100 volúmenes al 10% para remover sedimentos finos de los forámenes y cavidades, y finalmente sumergidos en agua por diez minutos en un limpiador ultrasónico. Los osteodermos fueron, subsecuentemente, embebidos en resina poliéster colorida y pasaron por una cámara de vacío para la remoción de burbujas de aires. Después de solidificada la resina, los preparados fueron pulidos en secciones longitudinales en un disco de desgaste metalográfico. Fotografías digitales fueron tomadas a cada 100  $\mu\text{m}$  e incorporadas a un banco de datos. Estudios histológicos de los Dasypodidae actuales sirvieron de base para la interpretación de estructuras homólogas en osteodermos fósiles, como cavidades medulares, forámenes neurovasculares y pilíferos (Fernandez 1931; Hill 2006; Vickayous y Hall 2006; Krmpotic et al. 2009, 2012).

## 2.8. Análisis cladístico

En el análisis cladístico el Grupo Interno (GI) representa el clado Dasypodinae, cuya monofilia es sustentada por filogenias previas (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Castro 2009; Billet et al. 2011; Ciancio 2010). Quince taxones fueron seleccionados, a saber: *Stegosimpsonia* sp., *Stegotherium* y los Dasypodini fósiles y vivientes considerados válidos en esta tesis. El Grupo Externo (GE) corresponde a *Peltephilus*, posicionado como el cingulado más basal en análisis filogenéticos previos (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Berqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Billet et al. 2011). Esos taxones conforman las unidades taxonómicas operativas (OTUs), analizadas para la búsqueda y codificación de caracteres potencialmente relevantes.

Para la elección de los caracteres fueron revisados trabajos filogenéticos que enfocan a los Cingulata (Engelman 1978, 1985; Hill 2005; Abrantes y Berqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Croft et al. 2007; Porpino et al. 2009; Ciancio 2010; Billet et

al. 2011; Babot et al. 2012; Carlini et al. 2013; Castro et al. 2013a, 2014a, b; Góis 2013), así como nuevos caracteres fueron propuestos. Los 70 caracteres resultantes se refieren a la anatomía del cráneo, mandíbula, dentición, postcráneo, coraza y osteodermos. Luego, los caracteres fueron codificados para las OTUs, resultando en una matriz OTU x carácter.

Las búsquedas computacionales fueron realizadas bajo el criterio de máxima parsimonia con un análisis exacto en el software Tree Analysis Using New Technology—TNT, versión 1.1 (Goloboff et al. 2003a, 2008), tratando los caracteres multiestado como no-ordenados. Las apomorfías de cada clado fueron reconocidas en el árbol más parsimonioso (MPT) obtenido. La robustez de la topología fue estimada por medio de distintos índices (consistencia, retención, *bootstrap* y de congruencia estratigráfica). La herramienta Stratigraphic Tools (Josse et al. 2006) para Mesquite (Maddison y Maddison 2007) fue empleada con el objetivo de estimar el tiempo de divergencia de los clados. Más detalles acerca del análisis filogenético están tratados en el Capítulo 5.

---

## Capítulo 3

### Sistemática de los Dasypodini

---

Los **Dasypodini** corresponden a uno de los linajes más basales de Cingulata (Gaudin y Wible 2006; Möller-Krull et al. 2007; Delsuc et al. 2012). Entre sus sinapomorfías previamente reconocidas (Vizcaíno 1990; Carlini et al. 1997; 2008a) está la morfología de las figuras periféricas de los osteodermos móviles (las cuales sugieren la presencia de escamas epidérmicas triangulares con el ápice dirigido posteriormente cubriendo parcialmente dos osteodermos adyacentes), y la presencia de una doble hilera de osteodermos componiendo cada anillo del estuche caudal (Figura 3.1).

Hasta el comienzo de la presente tesis, la tribu Dasypodini incluía a los géneros *Anadasypus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997 (Mioceno medio de Colombia y Mioceno tardío de Ecuador), *Propraopus* Ameghino, 1881 (Pleistoceno–Holoceno temprano de gran parte de América del Sur) y *Dasypus* Linnaeus, 1758 (?Mioceno–Recente) (Carlini et al. 1997). La descripción del género monotípico *Pliodasypus* Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014 (Plioceno medio de Venezuela) y la revalidación del género *Cryptophractus* Fitzinger, 1856 resultan de las investigaciones desarrolladas en la presente tesis. McKenna y Bell (1997) adicionalmente incluyeron a *Dasypodon* Castellanos, 1925 (Pleistoceno de Bolivia); sin embargo, la descripción original del taxón indica que se trata de un Euphractinae, como reconocido por Marshall y Sempere (1991) y Carlini y Scillato-Yané (1999b). Trabajos recientes sugieren la inclusión de *Eocoleophorus*, del Oligoceno tardío/Mioceno temprano de Brasil (Abrantes et al. 2005; Pessôa et al. 2008), y de *Pachyarmatherium* Downing y White, 1995 en Dasypodini (Oliveira et al. 2013).



Así, las principales discusiones sistemáticas que involucran a los Dasypodini y que son abordadas en la presente tesis son: 1) las relaciones putativas con *Pachyarmatherium* y *Eocoleophorus* (ítem 3.1); 2) la composición específica de los géneros *Anadasypus*, *Propaopus*, *Pliodasypus*, *Dasypus* y *Cryptophractus* (ítem 3.2); y 3) la relación de Dasypodini con los demás subgrupos de Dasypodinae (i.e., Astegotheriini y Stegotheriini; Capítulo 5).

### 3.1. Relaciones putativas con *Eocoleophorus* y *Pachyarmatherium*

*Eocoleophororus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro y Bergqvist, 1997 (Figura 3.2) fue descrito a base de osteodermos aislados de la Fm. Tremembé, Cuenca de Taubaté, São Paulo, Brasil (Oligoceno tardío/Mioceno temprano de Brasil, Deseadense; Bergqvist y Ribeiro 1998; Couto-Ribeiro 2010). Los autores originales reconocieron similitudes con relación a *Propaopus*, *Glyptatelus* y algunas especies de Propaleohoplophorinae, pero mantuvieron su afinidad como incierta (*incerta sedis*) debido a su mosaico de características. La especie ha sido relacionada a los principales linajes de cingulados por distintos autores (Carlini y Scillato-Yané 1993; Abrantes et al. 2005; Pessôa et al. 2008; Ciancio 2010; Ciancio et al. 2013).

*Eocoleophororus* fue también encontrado en Salla, Departamento de La Paz, Bolivia (Oligoceno tardío, Deseadense; Carlini y Scillato-Yané 1999a; Pujos y De Juliis 2007; Ciancio 2010) y en Contamana, Departamento de Loreto, Perú (Eoceno medio, Fm. Yahuarango; Salas-Gismondi et al. 2011). Además, se ha postulado que *Eocoleophorus* sería el grupo hermano de *Yuruatherium* Ciancio et al., 2013 (?Eoceno tardío-Oligoceno temprano, Fm. Yahuarango, Santa Rosa, Perú), ambos formando un linaje que habría evolucionado en bajas latitudes de América del Sur luego de la transición Eoceno-Oligoceno (Ciancio et al. 2013).

Según su diagnosis, los osteodermos fijos de *E. glyptodontoides* se caracterizan por la presencia de suturas en forma de espícula, superficie externa con numerosas puntuaciones y con una quilla central poco pronunciada; los osteodermos móviles

poseen cinco a siete pequeñas figuras poligonales anteriores, eventualmente formando una segunda hilera vestigial de figuras periféricas, la quilla central es bordeada por dos surcos paralelos y hay cinco o seis forámenes en el borde posterior (Oliveira et al. 1997). Además, los osteodermos fijos son pentagonales o hexagonales, con una figura principal circular que ocupa gran parte de la superficie dorsal; en la porción anterior se encuentran tres a ocho figuras periféricas dispuestas en una, ocasionalmente dos, hileras; el surco principal presenta entre 12 y 14 forámenes, mientras otros forámenes están presentes en los surcos que separan las figuras periféricas. Los osteodermos móviles son subrectangulares y presentan una figura principal en forma de “U” que exhibe una quilla longitudinal; el surco principal presenta cinco a ocho forámenes, y otros se ubican en los surcos que separan las figuras anteriores poligonales (Oliveira et al. 1997; Abrantes et al. 2005)

Abrantes et al. (2005) describen fragmentos de fémures asociados al taxón y discuten sus posibles afinidades, concluyendo por atribuirlo a Dasypodini con base en caracteres de los osteodermos (a saber, osteodermos fijos isodiamétricos, hexagonales o pentagonales, con figura principal isodiamétrica y desplazada posteriormente ocupando más de la mitad de la superficie total). En el análisis filogenético conducido por Pessôa et al. (2008), *Eocoleophorus* también resultó ser un Dasypodini, pero los autores incluyen solamente a los Dasypodinae en el grupo interno, lo que hace su resultado poco conclusivo.

Luego de analizar directamente numerosos especímenes atribuidos a la especie (Apéndice 2), en la presente tesis *Eocoleophorus* no es considerado un Dasypodini *a priori* por las siguientes razones: presencia de una capa media formada por hueso esponjoso muy desarrollado, más claramente visible en preparados paleohistológicos (Victor 2011), que difiere de la condición observada en los Dasypodini (caracterizados por una capa media menos desarrollada, ver Capítulo 4); bordes articulares con largas espículas (bordes articulares lisos o con interdigitaciones cortas en Dasypodini); superficie externa rugosa y con numerosas puntuaciones (ausentes en Dasypodini); y presencia de dos hileras de figuras periféricas en algunos elementos fijos y móviles

(ausentes en Dasypodini) (Figura 3.2). Así, las similitudes con los Dasypodini apuntadas por otros autores son aquí interpretadas como caracteres plesiomórficos de Cingulata.

A su vez, *Pachyarmatherium leiseyi* Downing y White, 1995 (Figura 3.3) fue descrito a partir de numerosos osteodermos aislados, fragmentos craneanos y elementos postcraneanos del límite Plioceno tardío–Pleistoceno temprano de Florida, EE.UU (Irvingtoniense). Su coraza está dividida en dos escudos fijos con una única hilera transversal de imbricación entre ellos. Sus osteodermos fueron descritos como pequeños y gruesos, con figura central poligonal desplazada posteriormente, tres a seis figuras periféricas, uno a cuatro forámenes (generalmente dos), presentes en las intersecciones entre el surco central y los surcos radiales, los cuales son anchos, guardando similitudes con *Glyptatelus* (Glyptatelinae) y *Dasypus*. Ya el postcráneo, así como el cráneo y la mandíbula, fueron descritos como semejantes al de los armadillos. En cuanto a sus posibles afinidades, Downing y White (1995) identificaron una combinación de características asociadas a los gliptodontes (grosor de los osteodermos y de sus surcos, ausencia de osteodermos móviles, bordes articulares dentados y estructura interna trabecular) y a los armadillos (mandíbula delgada, con sínfisis reducida y proceso coronoides extendido sobre el cóndilo, vértebras torácicas y lumbares libres, presencia de garras), pero optaron por atribuirlo provisionalmente a Dasypodoidea. En cuanto al hábito, fue inferido como un “scratch digger” (como *D. novemcinctus*) predominantemente mirmecófago (Downing y White 1995). Materiales de *Pachyarmatherium leiseyi* fueron también encontrados en Carolina del Sur y en el Plioceno tardío (Blanquense).

Posteriormente, *Pachyarmatherium* fue relacionado tanto a los Dasypodoidea (Rincón y White 2007; Rincón et al. 2008; Oliveira et al. 2013), como a los Glyptodontoidea Glyptatelinae (McKenna y Bell 1997; Vizcaíno et al. 2003), un grupo controversial de cingulados que también incluirían a *Glyptatelus* (Eoceno tardío–Oligoceno temprano de Argentina), *Clypeotherium* (Oligoceno temprano de Argentina) y *Neoglyptatelus* (Mioceno medio de Colombia, Uruguay y Brasil) (Carlini et al. 1997;

Vizcaíno et al. 2003; Cozzuol 2006; Porpino et al. 2009). Alternativamente, el análisis filogenético conducido por Porpino et al. (2009) encontró a *Pachyarmatherium* como grupo hermano del clado que contiene pampaterios y gliptodontes, argumentando que las supuestas características diagnósticas que lo posicionarían en Glyptodontidae representarían plesiomorfías o homoplasías; igualmente, dichos autores optaron por mantener el taxón como Cingulata *incertae sedis*. Oliveira et al. (2013) tentativamente atribuyeron *Pachyarmatherium* a Dasypodinae Dasypodini, basados principalmente en la posición putativa de las escamas corneas y en el patrón paleohistológico, que consideraron similar a *Dasypus* (pero ver abajo), además de potenciales sinapomorfías en caracteres dentarios y mandibulares sugeridas a partir de la descripción original del género por Downing y White (1995).

Subsiguientemente, dos nuevas especies fueron descritas: *Pachyarmatherium tenebris* Rincón y White, 2007 para el Pleistoceno tardío de Venezuela y *Pachyarmatherium brasiliense* Porpino, Fernicola y Bergqvist, 2009 para el Pleistoceno tardío–Holoceno temprano del noreste de Brasil. Ambas fueron basadas en osteodermos, pero a la especie brasileña se han asociado materiales postcraneos. Así, en América del Sur y Central se registra *Pachyarmatherium* para el Plioceno tardío–Pleistoceno temprano de Costa Rica (*P. leiseyi*, Blanquense y Irvingtoniense; Laurito et al. 2005; Valerio y Laurito 2011), Pleistoceno de Uruguay (*Pachyarmatherium* sp.; Bostelmann et al. 2008), Pleistoceno tardío de Venezuela (*P. tenebris*, Lujanense; Rincón y White 2007), Pleistoceno tardío–Holoceno temprano de los estados brasileños de Rio Grande do Sul, Sergipe, Pernambuco y Rio Grande do Norte (*P. brasiliense*; Porpino et al. 2009; Oliveira et al. 2009; 2013; Dantas et al. 2011) y Pleistoceno tardío de Perú (*P. tenebris*; Martínez y Rincón 2010). Sin embargo, al analizar la morfología y biometría de *P. tenebris* y *P. brasiliense*, Martínez y Rincón (2010) sugirieron que éstas no pueden ser discriminadas, considerándolas sinónimas. Oliveira et al. (2013) recalcaron que las especies sudamericanas fueron basadas en muestras pequeñas, y que hallazgos de materiales más completos permitirán concluir acerca de la validez de las mismas.

Las observaciones tomadas directamente sobre materiales de *Pachyarmatherium leiseyi* (Apéndice 2) corroboran la descripción de Downing y White (1995), incluso en cuanto a los rangos de medidas. Éstas presentan un mayor espectro de variación en relación al observado en los Dasypodini. Además, se ha advertido la existencia de osteodermos con morfologías no descritas previamente, algunos de ellos con una proyección en forma de dedo en la porción sagital posterior de la figura central, y otros sin surcos ni forámenes que portan únicamente una quilla longitudinal, los cuales podrían pertenecer al escudete cefálico.

En la presente tesis, *Pachyarmatherium* no es considerado un Dasypodini *a priori* por las siguientes razones: el patrón paleohistológico de sus osteodermos difiere del encontrado en los Dasypodini, presentando una amplia capa de hueso esponjoso en la zona media (descrito en el ítem 4.5 de la presente tesis y por Da Costa Pereira et al. en prensa), resultando en un gran espesor en relación al largo de los osteodermos; la disposición putativa de las escamas corneas superponiendo dos o más osteodermos fijos está también presente en otros grupos de cingulados, como en los Euphractini basales, y correspondería a la condición primitiva para Dasypodidae (Carlini et al. 2009); los bordes articulares poseen más interdigitaciones, una característica posiblemente derivada en relación a aquella encontrada en los Dasypodini (Carlini et al. 2009); las similitudes existentes entre el postcráneo y la mandíbula de *Pachyarmatherium* y de los Dasypodini (apuntadas por Porpino et al. 2009 y Oliveira et al. 2013) representarían las condiciones plesiomórficas para Cingulata. A eso se suma la gran discrepancia entre la morfología de los calcáneos que aquí se atribuyen a *Pachyarmatherium* (e.g., FLMNH 135668) en relación a los de Dasypodini: faceta ectal y sustentacular unificadas y prácticamente planas (facetas separadas, siendo la ectal cóncava y la sustentacular convexa en Dasypodini) y una faceta distal a nivel sagital, ausente en Dasypodini (Figura 3.3). Las evidencias presentadas por autores previos (Porpino et al. 2009; Da Costa Pereira en prensa; Oliveira et al. 2013) a favor de la exclusión de *Pachyarmatherium* de Glyptodontidae

y de Pamphathiidae son robustas, pero el taxón tampoco comparte las sinapomorfías de Dasypodini aquí consideradas.

Determinar adecuadamente las afinidades de *Eocoleophorus* y de *Pachyarmatherium* requiere la elaboración de un análisis filogenético con un amplio muestreo taxonómico de cingulados, incluyendo a gliptodontes (especialmente gliptatelinos), pampaterios y dasipódidos, lo que supera los objetivos de la presente tesis.

### 3.2. Revisión Sistemática de Dasypodini

En esta sección se revisa la taxonomía de los Dasypodini considerados válidos según los criterios abajo expuestos, incluyendo su distribución geográfica y cronológica, comentarios acerca de las localidades de procedencia, aspectos históricos y nomenclaturales. Los géneros son tratados según su distribución cronológica. Las Tablas 1 y 2, respectivamente, exhiben una comparación entre la ornamentación de los osteodermos fijos y móviles de los Dasypodini, mientras que las Tablas 3 y 4 comparan los rangos de medidas de los mismos. Se tomó la longitud máxima del cráneo (LMC) como *proxy* de tamaño para las diagnósticas de las especies actuales. Otras medidas pueden ser encontradas en la Tabla 5. Medidas adicionales que mostraron gran variación y/o que no pueden ser corroboradas en las formas fósiles (e.g., longitud de la oreja, longitud de la pata) no fueron consideradas en esta tesis, pero pueden ser encontradas en Wetzel y Mondolfi (1979), Wetzel (1985), Vizcaíno (1995), Eisenberg y Redford (1999a, b) y Castro et al. (2014b). La descripción anatómica comparativa de los taxones está tratada en el Capítulo 4.

**Xenarthra** Cope, 1889

**Cingulata** Illiger, 1811

**Dasypodidae** Gray, 1821

**Dasypodinae** Gray, 1821**Dasypodini** Gray, 1821

**Diagnosis enmendada:** los Dasypodini presentan la combinación única de los siguientes caracteres morfológicos: apófisis coronoides mucho más elevada que el cóndilo de la mandíbula (ambos al mismo nivel en *Stegotherium*, no se puede corroborar para *Astegotheriini*); escudo escapular bien definido (ausente en *Stegotheriini* y probablemente en *Astegotheriini*); seis a once bandas móviles (más de 15 en *Stegotherium*, no se puede corroborar para *Astegotheriini*); osteodermos fijos prácticamente isodiamétricos, con figuras principales de igual modo (asimétricos en *Stegotheriini* y *Astegotheriini*) y ocupando más de la mitad de la superficie externa total; figuras periféricas de dos o más osteodermos, fijos o móviles, formando figuras compuestas, siendo que las móviles indican la presencia de escamas córneas subtriangulares con ápice dirigido posteriormente cubriendo parcialmente dos osteodermos adyacentes; y doble hilera de osteodermos componiendo cada anillo del estuche caudal. Además, aunque no se pudo corroborar en las formas fósiles, son posiblemente características diagnósticas: escudete cefálico en óvalo alargado, constituido por placas lisas y con un surco posterior; bandas nucales ausentes o poco desarrolladas; escotadura caudal epicicloidal; y cola acuminada (Figura 3.1).

†*Anadasypus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997

**Especie tipo:** *Anadasypus hondanus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997.

**Especies referidas:** *Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus*; además acá se discute la atribución de una posible nueva especie.

**Distribución cronológica y geográfica:** Mioceno medio de La Venta, Colombia (Laventense), Mioceno tardío de Nabón, Ecuador ('Mayoense' o Chasiyuense) y posiblemente Mioceno tardío de Acre, Brasil (Huayqueriense); distribuciones geográficas para cada especie detalladas abajo (Figura 3.4).

**Diagnosis enmendada:** tamaño similar al de *Dasypus novemcinctus*. Al menos seis bandas móviles (siete en *Propaopus*, seis a nueve en *Dasypus*, incierto en *Pliodasypus*, nueve a once en *Cryptophractus*). Osteodermos fijos cuadrangulares a hexagonales (comúnmente hexagonales en *Propaopus*, *Dasypus*, *Pliodasypus* y *Cryptophractus*); entre 6,5–10,0 mm de largo, 6,0–7,5 mm de ancho y 2,8–4,2 mm de espesor; figura principal relativamente lageniforme (i.e., en forma de botella), surco principal restringido a la mitad anterior del osteodermo, con dos a cinco forámenes (surco subcircular en *Propaopus*, *Dasypus* y *Pliodasypus*, nunca llegando al margen posterior del osteodermo, surco ausente en *Cryptophractus*); tres figuras periféricas antero-laterales (tres a seis figuras periféricas anteriores, laterales y posteriores en *Propaopus* y *Dasypus*; ninguna en *Pliodasypus* y *Cryptophractus*). Osteodermos móviles entre 25–33 mm de largo y 6–9 mm de ancho; figura principal subrectangular (sub-triangular en *Propaopus*, *Dasypus* y *Cryptophractus*, incierto en *Pliodasypus*); tres a cinco forámenes en cada surco principal (dos a cuatro en *Propaopus*, tres a nueve en *Dasypus*, estimativamente cuatro en *Pliodasypus*, 27 a 38 en *Cryptophractus* pero carente de surco principal) y uno o dos forámenes en el margen posterior (generalmente tres en *Propaopus*, cuatro en *Dasypus*, tres en *Pliodasypus*, y por lo menos cinco en *Cryptophractus*, frecuentemente distribuidos en dos hileras y confluentes entre ellos). Estuche caudal compuesto por anillos con dos hileras de osteodermos sin figuras periféricas (figuras periféricas presentes en la hilera anterior de cada anillo en *Propaopus* y *Dasypus*, característica incierta para *Pliodasypus* y *Cryptophractus*). Según lo observado en *A. hondanus* (IGM 183862), cráneo con cresta sagital prominente (más que en *Propaopus* y *Dasypus*, comparable a *Cryptophractus*, incierto para *Pliodasypus*).



**Comentarios:** En la descripción del género, Carlini et al. (1997) aclararon que *Anadasypus* presenta características relativamente primitivas (como la ausencia de figuras periféricas latero-posteriores en los osteodermos fijos), siendo referido como el “ancestro estructural” de *Propaopus* y *Dasypus*. Esos autores agregaron que la figura principal relativamente lageniforme de *Anadasypus* se asemeja a algunos Astegotheriini, especialmente a aquellos del Casamayorensis y a *Nanoastegotherium*, que proviene del Mioceno medio de La Venta.

†*Anadasypus hondanus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997

Figura 3.5

**Holotipo:** IGM 183499, coraza parcial con seis bandas móviles, banda semimóvil pélvica y nueve hileras de osteodermos del escudo pélvico.

**Localidad Tipo:** Localidad Duke 59 (coordenadas aproximadas 3°14' N y 75°09' O; ver Guerrero 1997, p. 27); próximo a donde el ‘Fish Bed’ cruza la ruta cerca de la naciente de Quebrada Pachingo, en el nivel estratigráfico que subyace el ‘Fish Bed’, Formación Villavieja, Miembro Baraya, Grupo Honda, Colombia (Carlini et al. 1997). El nivel estratigráfico que subyace el ‘Fish Bed’ es ‘Monkey Beds’ (ver Guerrero 1997, p. 25).

**Material revisado:** holotipo; IGM 183320, numerosos osteodermos parcialmente articulados, probablemente del escudo pélvico, localidad Duke 41; IGM 183448, estuche caudal parcial con nueve anillos, localidad Duke 52; IGM 183722, coraza parcial y elementos postcraneos, localidad Duke 62; IGM 183862, osteodermos aislados, maxilar parcial con dos dientes, elementos postcraneos (acá determinados como hueso mesocervical, ocho fragmentos de vértebras, húmero y ulna parciales,

metacarpal, sesamoideo palmar, fémur, navicular y falange proximal), localidad Duke 68 (previamente asignados por Carlini et al. 1997). En la presente tesis se asignan además: IGM 183862, cráneo parcial, localidad Duke 62; IGM 183529, maxilar con tres dientes y dos osteodermos fijos aislados, localidad Duke 54; IGM 184523, porción distal del estuche caudal (probablemente de un juvenil), localidad Duke 97; IGM 183372, astrágalo y osteodermos aislados, localidad Duke 42; UCMP 37408A<sup>1</sup>, vértebras torácicas y lumbares, porción lateral de la escápula, porción distal del estuche caudal y tres osteodermos fijos aislados, localidad V-4517 (Monkey); UCMP 38440, osteodermos aislados, localidad V-4517 (Monkey); UCMP 38723A<sup>2</sup>, dos osteodermos y un metapodial (III?), localidad V-4521 (Lone Tree); UCMP 39641, fragmento de mandíbula, húmero parcial, ulna parcial, radio, sesamoideo palmar, elementos autopodiales, osteodermos fijos, móviles y caudales, localidad V-4517 (Monkey); UCMP 40015, fragmento de maxilar con dos dientes, fragmento de mandíbula con tres dientes, hueso mesocervical parcial, porción lateral de la escápula, húmero parcial, porción distal de los radios, fémur parcial, rótula, porción distal de tibia-fíbula, astrágalo, calcáneos parciales, osteodermos fijos, móviles y caudales, localidad V-4533 (Hacienda San José); UCMP 40066, fragmentos de vértebras, osteodermos fijos, móviles y caudales, localidad V-4933 (Cerbatana); UCMP 41161, osteoderma fijo aislado, localidad V-4517 (Monkey); UCMP 41798, vértebras torácicas, lumbares y caudales, sinsacro, fémures, rótulas, tibia-fíbula, astrágalo, calcáneo, navicular, cuboides, sesamoideo plantar, autopodio anterior y coraza parcial (porción del escudo pélvico, osteodermos móviles y fijos, y anillos caudales), localidad V-4517 (Monkey); UCMP 41799, vértebras cervicales, torácicas y caudales, costillas, porción lateral de la escápula, porción distal de los húmeros, porción distal de los radios, metacarpianos, sesamoideo palmar, fémures parciales, rótula izquierda, porción distal de ambas tibia-fíbulas, astrágalos, calcáneos, ambos autopodios

<sup>1</sup> UCMP 37408 fue subdividido en A y B, conteniendo respectivamente restos de *Anadasypus* y de *Pedrolypeutes*.

<sup>2</sup> UCMP 38723 fue subdividido en A y B, conteniendo respectivamente restos de *Anadasypus* y de Pampatheriidae (cf. *Scirrotherium*).

posteriores, sesamoideo plantar, osteodermos fijos, móviles y caudales, localidad V-4530 (Cerro Gordo 1). No se conocen otros materiales atribuidos a la especie que no sean aquí mencionados.

**Distribución cronológica y geográfica:** Grupo Honda, Formación Villavieja, Mioceno medio de Colombia; Laventense (Figura 3.4).

**Diagnosis enmendada:** osteodermos fijos y móviles con quilla longitudinal en la figura principal (quilla ausente en *A. aequatorianus*); tres o cuatro forámenes en el surco principal de los osteodermos móviles (cuatro o cinco en *A. aequatorianus*); osteodermos fijos con figura central más marcadamente lageniforme que *A. aequatorianus*.

**Comentarios:** según Guerrero (1997), el Grupo Honda contiene en toda su sección numerosos fósiles de plantas y vertebrados, entre los cuales son comunes esqueletos completos sin evidencia de transporte. Los restos de mamíferos son extremadamente abundantes y bien preservados en la parte inferior de la Fm. Villavieja, cuya edad estimada es de 11,5–12,9 Ma (Mioceno medio; Flynn et al. 1997). Sus depósitos, de fina granulometría, se habrían originado en la planicie de inundación de canales meándricos en una fase de intenso volcanismo y de elevación de los Andes. Precisamente el cambio en la dirección de los ríos documentado en el Mb. Baraya indica que la elevación de la Cordillera Este ha empezado hace 12,9 Ma. Pons (1969) propuso un clima subhúmedo tropical a húmedo tropical con marcada estacionalidad para el Grupo Honda basado en la presencia de un leño fósil de la familia Goupiaceae; ésta actualmente está representada por árboles altos (25–40 m) ubicados a lo largo de valles de ríos con precipitación anual de por lo menos 2.000 mm y temperaturas entre 23–30°C. La fauna de mamíferos de La Venta basa la unidad cronoestratigráfica y geocronológica Laventense, que se extiende desde 11,8 a 13,5 Ma (ver Madden et al. 1997).

†*Anadasypus aequatorianus* Carlini, Castro, Madden y Scillato-Yané, 2014

Figura 3.6

**Holotipo:** MEPN 4363, 12 osteodermos móviles, un semimóvil y diez osteodermos fijos de la coraza de un único individuo.

**Localidad Tipo:** Localidad RHM 4 (coordenadas aproximadas: 38°20' S y 79°03' O); cerca de 2 Km a sureste de Nabón, Tambo Viejo, Formación Letrero, Cuenca de Nabón, Provincia de Azuay, Ecuador (Carlini et al. 2014) (Figura 3.4).

**Material revisado:** holotipo; y MEPN 4361, tres osteodermos móviles parciales, también proveniente de la localidad tipo. No se conocen otros materiales atribuidos a la especie.

**Distribución cronológica y geográfica:** Cuenca de Nabón, Fm. Letrero, Mioceno tardío de Ecuador; 'Mayoense' o Chasiquense (ver ítem Comentarios abajo).

**Diagnosis enmendada:** osteodermos fijos y móviles con figura principal lisa (quilla longitudinal presente en *A. hondanus*) con cuatro a seis forámenes pilíferos en el surco principal (entre dos y cinco en *A. hondanus*), incluso en la intersección con los surcos radiales; cuatro o cinco forámenes en cada surco principal de los osteodermos móviles (tres o cuatro en *A. hondanus*); osteodermos fijos con figura principal menos lageniforme que *A. hondanus*.

**Comentarios:** la Cuenca de Nabón está entre las diversas cuencas intermontanas relacionadas al levantamiento de los Andes en el sur de Ecuador (Hungerbühler et al. 2002). La Fm. Letrero está compuesta por sedimentos lacustres con fuerte aporte

clástico fluvial y contiene limolitas y areniscas de grano fino, probablemente indicando un periodo de actividad tectónica y volcánica disminuida (Hungerbühler et al. 1995, 2002). Con respecto a los fósiles, en contraste a la bien conocida fauna cuaternaria (Wolf 1892; Spillman 1931; Hoffstetter 1952; Edmund 1965), el registro de mamíferos terciarios de Ecuador es escaso, restringiéndose a un toxodonte de la Fm. Biblián (Repetto 1977) y un roedor caviomorfo de las inmediaciones de Nabón (Anthony 1922; Candela y Nasif 2006). Análisis paleomagnéticos y de trazas de fisión de zirconio (ZFT, por la sigla en inglés) sugieren que esas cuencas fueron mayoritariamente formadas en un corto periodo en el Mioceno tardío; específicamente para la Fm. Letrero, datos de ZFT produjeron edades de  $9,0 \pm 1,4$  Ma (Hungerbühler et al. 1995). Comparaciones entre los cingulados de la Fm. Letrero (dos gliptodontes, siendo un nuevo Lomaphorini y un nuevo Hoplophorini basal; Carlini et al. 1989, 2014) y los rangos temporales de sus taxones hermanos corroboran la correlación con el Mioceno tardío, posiblemente con el ‘Mayoense’ o el Chasiyuense (Zárate et al. 2007; De Iuliis et al. 2008; Carlini et al. 2014).

Los materiales de *A. aequatorianus* fueron colectados en 1987 durante una expedición de investigadores de la Universidad de Duke (EE.UU.) y de la Escuela Politécnica Nacional de Ecuador. Antes de la descripción formal de la especie (Carlini et al. 2014), estos materiales fueron tratados por primera vez por Carlini et al. (1989) y posteriormente mencionados por Carlini et al. (1997) al compararlos a restos de *A. hondanus*. A pesar de que los materiales en que se basa la descripción de *A. aequatorianus* no son numerosos, claramente representan una nueva especie si se adopta el mismo criterio que demarca las especies vivientes de *Dasypus* con respecto a la morfología de los osteodermos (Carlini et al. 2014).

**†*Anadasypus* sp. nov.?**

Figura 3.7

**Material asignado:** LPP/UFAC 5384, tres osteodermos fijos y un móvil, localidad Patos (coordenadas aproximadas: 10°55'31" S y 69°48'35" O), alto Río Acre, Acre, Brasil; y, con dudas, AMNH 55757, osteoderma caudal aislado, Gastão (localidad 3, entre Triunfo y Marechal Thaumaturgo), Río Juruá, Acre, Brasil.

**Distribución cronológica y geográfica:** Formación Solimões, Acre, Mioceno tardío de Brasil, Huayqueriense (Figura 3.4).

**Descripción:** Los osteodermos tienen, tamaño comparable al de *Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus* y exhiben bordes articulares dentados. Los elementos fijos se asemejan a los de *A. hondanus*, teniendo una quilla sagital marcada; dos de ellos son hexagonales y uno es pentagonal. El surco principal, que se restringe a la mitad anterior del osteoderma, presenta tres o cuatro forámenes, algunos de ellos en la intersección con los surcos radiales. La figura principal es lageniforme y hay tres figuras periféricas, siendo una anterior más prominente y una en cada porción antero-lateral. Sus dimensiones son: 6,6 a 9,6 mm de largo, 6,0 a 6,6 mm de ancho y 2,9 a 3,2 mm de espesor. El osteoderma móvil, que está roto al nivel de la depresión horizontal, presenta en la porción ornamentada una quilla sagital tenue, con pequeños forámenes neurovasculares en ambos lados, al igual que *A. hondanus*. Los surcos principales forman un delicado cuello de botella, pero divergen hasta el borde posterior, formando figuras periféricas triangulares, de superficie rugosa. Tal condición difiere de la encontrada en las especies descritas de *Anadasypus* (en las que los surcos principales divergen hasta los bordes laterales en el cuarto posterior de la figura principal), asemejándose a los demás géneros de Dasypodini. Cada surco presenta cinco forámenes y, aunque falte el borde posterior izquierdo, se puede inferir que habría dos forámenes centrales en el borde posterior del elemento. Sus dimensiones son: 12,6 mm de largo sagital de la porción ornamentada, 7,2 mm de ancho y 2,5 mm de espesor.

**Comentarios:** la Fm. Solimões cuenta con una porción norte, cuyos niveles superiores serían de edad Mioceno medio–Mioceno tardío inicial, y una porción sur, de edad más reciente y portadora de vertebrados fósiles (Latrubesse et al. 1997, 2010). Este es el caso de los depósitos de Acre (suroeste de Amazonía, Brasil), cuya fauna de vertebrados es asignada al Mioceno tardío, Huayqueriense (Cozzuol 2006; Latrubesse et al. 2007). Tal edad fue establecida con base en la inferida correlación con la fauna “Mesopotamiense” de Argentina y Uruguay; además, ambas son consideradas faunísticamente correlacionadas y contemporáneas a la fauna de Urumaco (Venezuela) según Cozzuol (2006), mientras que la fauna Laventense de Colombia exhibe importantes correlaciones con las tres citadas, pero es más antigua (Latrubesse et al. 1997, 2007; Cione et al. 2000; Cozzuol 2006; Negri et al. 2010; Ribeiro et al. 2013).

Siete géneros de Cingulata y nueve de Pilosa fueron reconocidos para el Mioceno tardío de Acre (Cozzuol 2006; Góis et al. 2013; Ribeiro et al. 2013), representando una diversidad menor que la conocida para la fauna “Mesopotamiense” y de La Venta (Latrubesse et al. 2010). Aunque pueda existir alguna diacronía entre las distintas localidades de Acre, se considera que el periodo que abarcan es corto y que todas correspondan al Mioceno tardío, excepto ciertas localidades del Río Juruá, donde niveles Pleistocénicos y Holocénicos también afloran (Paula-Couto 1983; Latrubesse y Rancy 1998; Cozzuol 2006).

Este podría ser el caso de AMNH 55757, aquí asignado con dudas a *Anadasypus* sp. nov.?. Tratase de un osteodermo caudal, tan rodado que su ornamentación externa está casi completamente borrada. Solamente se puede identificar una tecla baja (donde se articularía el anillo anterior), dos surcos divergentes, cada cual portando un foramen, una delicada carena y dos forámenes en cada lateral del osteodermo. Paula-Couto (1983) mencionó que este espécimen fue colectado en la localidad Gastão, rápidos del Río Juruá, entre Triunfo y Thaumaturgo; el autor lo identificó como *Dasypodidae incertae sedis* y atribuyó su edad como Terciario, con dudas. Presumiblemente para la misma localidad (“Cachoeira do

Gastão”) se conocen leños fósiles cuya edad estimada es Mioceno tardío (Kloster et al. 2012). Según E. M. Latrubesse (University of Texas at Austin, comunicación personal), en la localidad predominan fósiles del Lujanense, mezclados con materiales miocénicos poco rodados de la unidad inferior.

La localidad Patos, alto Río Acre, de donde provienen los demás materiales atribuidos a *Anadasypus* sp. nov.?, ha sido interpretada como un ambiente deposicional de baja energía, probablemente un lago, pantano o planicie de inundación fluvial, parte de un sistema de ríos avulsivos en planicies de inundación o abanicos aluviales (Latrubesse et al. 1997, 2010; Cozzuol 2006). En cuanto a las condiciones paleoambientales, tanto los vertebrados como los datos palinológicos indican un mosaico de pastizales, pantanos y bosques de galería sujetos a inundaciones estacionales, bajo un clima tropical a subtropical (Latrubesse et al. 2010). En esa localidad se colectaron materiales de pequeño a mediano porte, incluyendo restos de peces, cocodrilos, primates, marsupiales, murciélagos, ungulados, roedores y xenartros, incluyendo a *Anadasypus* (Cozzuol 2006; Kay y Cozzuol 2006; Ribeiro et al. 2013).

Considerando que el lapso temporal estimado para el Huayqueriense es de 6,8–9,0 Ma (Flynn y Swisher III 1995), los materiales de *Anadasypus* sp. nov.? de Acre representan el registro más reciente del género, una vez que postdatan los registros de *A. hondanus* (Laventense, 11,8–13,5 Ma) y de *A. aequatorianus* (‘Mayoense’ o Chasiyuense, edad estimada en 7,6–10,4 Ma). Los osteodermos de *Anadasypus* sp. nov.? presentan características que se asemejan tanto a *A. hondanus* (i.e., presencia de quilla sagital y figura principal lageniforme en los osteodermos fijos) como a los géneros más derivados *Dasypus*, *Propopus* y *Pliodasypus* (i.e., surcos principales del osteodermo móvil llegando al borde posterior); difieren en mucho de los osteodermos de *Cryptophractus*, los cuales presentan diversas peculiaridades (ver más adelante). Ese mosaico de características sumado a la escasez de materiales imposibilita una mejor asignación taxonómica de los mismos.



†*Pliodasypus* Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014

**Especie tipo:** *Pliodasypus vergelianus* Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014.

**Especies referidas:** solamente la especie tipo.

**Distribución cronológica y geográfica:** Mb. Vergel, Fm. San Gregorio, Estado Falcón, Plioceno medio de Venezuela (Figura 3.8).

**Diagnosis:** los osteodermos de *Pliodasypus vergelianus* presentan la combinación única de los siguientes caracteres en los osteodermos fijos: en relación a los demás Dasypodini, la superficie de la figura principal es más plana y lisa, el surco principal es menos profundo y más externo, los forámenes en el surco principal son menores y los surcos radiales están ausentes (Castro et al. 2014a).

**Comentarios:** Carlini y Zurita (2010) mencionaron la presencia de algunos restos de Dasypodidae en la Fm. San Gregorio, Plioceno de Venezuela, provisoriamente asignados a *Propaopus*. Una posterior revisión de esos materiales reveló su morfología única y basaron la descripción de un nuevo género (Castro et al. 2014a).

†*Pliodasypus vergelianus* Castro, Carlini, Sánchez y Sánchez-Villagra, 2014

Figura 3.9

**Holotipo:** AMU-CURS 192A, osteoderma fijo completo.

**Paratipos:** AMU-CURS 192B y C, un osteodermo fijo y un osteodermo móvil parcialmente preservado, respectivamente. Serie tipo no asociada. No se conocen otros materiales atribuidos a la especie.

**Localidad Tipo:** Mb. Vergel, Fm. San Gregorio, Estado Falcón, Venezuela (11°17' N y 70°13' O).

**Distribución cronológica y geográfica:** la misma del género por monotipia.

**Diagnosis:** la misma del género por monotipia.

**Comentarios:** los tres especímenes fueron recolectados en el área de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela, en sedimentos del Mb. Vergel. Esta unidad estratigráfica alcanza 350 m y corresponde al miembro inferior de la Fm. San Gregorio, abajo del Mb. Cucuiza y arriba del Mb. Algodones de la Fm. Codore (Stainforth 1962; Scheyer et al. 2013). Rey (1990) estableció que la delimitación de los tres miembros de la Fm. San Gregorio solo es posible entre los ríos Urumaco y Codore, a oeste, y la Quebrada El Paují, a este. El ambiente deposicional es interpretado como una planicie aluvial de ríos meándricos, bajo condiciones sub-húmedas (Rey 1990). La posición estratigráfica, la ausencia de elementos holárticos y la fauna presente en esa unidad estratigráfica indican una edad Plioceno medio, de cerca de 3,5 Ma, cronológicamente anterior a la fase principal del GIBA (Gonzalez de Juana et al. 1980; Rey 1997; Zurita et al. 2011). A pesar de los restos escasos, *Pl. vergelianus* exhibe una combinación de características que no son encontradas en ningún otro Dasypodini, lo que condujo a la descripción de un nuevo taxón. Eso fue corroborado por el análisis filogenético conducido por Castro et al. (2014a). Teniendo en cuenta las medidas de los osteodermos preservados (Tablas 3 y 4), se estima que *Pl. vergelianus* tendría talla equivalente a *Propraopus sulcatus* y a *Dasypus bellus*.

†*Propraopus* Ameghino, 1881

**Especie tipo:** *Propraopus grandis* Ameghino, 1881.

**Especies referidas:** *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842); *Propraopus magnus* (Wolf, 1875) tiene validez dudosa (ver abajo).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina (Ensenadense–Lujanense); Pleistoceno de Brasil, Venezuela, Uruguay, Bolivia y Ecuador (Figura 3.10).

**Diagnosis:** escudo pélvico casi dos veces más largo que el escudo escapular; borde lateral del escudo pélvico compuesto por osteodermos acuminados, formando un borde denticulado o aserrado; frecuentemente tres (variando de uno a cinco) forámenes notablemente grandes (pero no siempre) en el surco principal de los osteodermos fijos, forámenes restringidos a la mitad anterior del osteodermo, nunca en la intersección con el surco radial (Castro et al. 2013b).

**Comentarios:** El género *Propraopus* Ameghino, 1881 (i.e., su especie tipo *P. grandis*), fue establecido a base de varios osteodermos del “Pampeano” de Luján, Provincia de Buenos Aires. La breve descripción solamente menciona que los osteodermos de *P. grandis* son similares a los de *Dasypus* en cuanto a forma, pero presentan una talla equivalente al de *Eutatus* (Eutatini, Euphractinae; Plioceno tardío—Holoceno temprano), difiriendo de este género por presentar superficie lisa (no rugosa o granulosa como la de *Eutatus*). Luego de recolectar más materiales, Ameghino (1886; 1889) expandió la descripción de *Propraopus*, comparándolo a *Dasypus* (entonces referido como *Praopus* o *Tatusia*). Florentino Ameghino no tuvo la oportunidad de comparar esos materiales (los cuales están perdidos según Scillato-Yané 1980; 1982)

con *D. punctatus* y *D. sulcatus*, descritos por Lund (1840; 1842, respectivamente) para las cuevas de Lagoa Santa, Minas Gerais Brasil. Hoffstetter (1952) ubicó a *Dasypus magnus* Wolf, 1875 (Pleistoceno de Ecuador), *D. punctatus* y *D. sulcatus* en el género *Propaopus*, al cuál fueron comúnmente referidas desde entonces. Además, Hoffstetter (1958) incluyó a *D. bellus* (Simpson, 1929) (Pleistoceno de EE.UU.) en *Propaopus*, aunque tal propuesta no fue ampliamente adoptada (e.g., Downing y White 1995). Posteriormente, Hoffstetter (1982) consideró a *Propaopus* como un subgénero de *Dasypus*. En la presente tesis se considera que *Propaopus* es monoespecífico (Castro et al. 2013b).

†*Propaopus sulcatus* (Lund, 1842)

Figura 3.11

*Dasypus sulcatus* Lund, 1842

*Propopus grandis* Ameghino, 1889

*Propaopus discifer* (Gervais, 1878)

*Tatu sulcatus* (Lund, 1842)

**Material tipo:** sintipo compuesto por osteodermos y fragmentos de cráneo y postcráneo, algunos de los cuales fueron figurados por Winge (1915, láminas V.3,4 y VII); lectotipo no designado.

**Localidad Tipo:** cuevas cársticas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (coordenadas aproximadas: 19°30' S y 44°00' W).

**Material revisado:** CTES-PZ AT 04-45, osteodermos, Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina; MACN 1610, astrágalo y calcáneo, Tarija, Bolivia; MACN 1630, nueve osteodermos, localidad indeterminada, Buenos Aires, Argentina; MACN 7027,

fragmentos de coraza, Chascomús, Buenos Aires, Argentina; MACN 17989, cráneo parcial, diversos elementos del postcráneo y fragmentos de coraza, Mar del Plata, Argentina; MACN-A 1170, atlas y gran parte de la coraza, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MACN-A 10989, metacarpal, localidad indeterminada; MLP 52-IX-28-3, osteoderma semimóvil escapular, Miramar, Buenos Aires, Argentina; MLP 58-IX-3-26, osteoderma móvil, localidad indeterminada; MLP 69-IX-9-9, coraza casi completa, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP 90-V-1-4, cuatro osteodermos, Miramar, Buenos Aires, Argentina; UNIRIO-PM 1120–1164, numerosos osteodermos aislados, Aurora do Tocantins, Tocantins, Brasil. En esta tesis también se asignan a la especie: MACN 2448 (*Propraopus minor*, nombre inválido), un osteoderma móvil, Lobería, Buenos Aires, Argentina; MACN 6166, dos osteodermos móviles, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina; MACN 6985, diversos osteodermos, Lobería, Buenos Aires, Argentina; MACN 8959, osteoderma móvil, Arroyo Espinillo, Entre Ríos, Argentina; MACN 10068 (*Propraopus chapalmalensis*, nombre inválido), once osteodermos, Estación Rosas, Buenos Aires, Argentina; MACN 10085, fragmentos de coraza, Río Samborombón, Buenos Aires, Argentina; MACN 13017 (*Propraopus minor*, nombre inválido), diversos osteodermos, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina; MACN 13837, numerosos osteodermos, Necochea, Buenos Aires, Argentina; MLP 52-X-1-43, cinco osteodermos fijos, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP 52-X-2-17, cinco osteodermos, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP 52-X-3-97, ocho osteodermos fijos articulados, Miramar, Buenos Aires, Argentina; MLP 69-VIII-5-3, seis osteodermos, localidad indeterminada; MLP 69-VIII-8-8, numerosos osteodermos, localidad indeterminada; MLP 69-VIII-22-3, dos fragmentos de coraza, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP 69-VIII-25-10, fragmento de coraza, localidad indeterminada; MLP 69-XII-26-4, osteoderma móvil, Alvear, Santa Fe; MLP 76-VII-1-1, 86-VI-23-34 a 48, 91-IV-15-34, 91-IV-15-41, 91-IV-15-42, 91-IV-15-44, osteodermos aislados, Miramar, Buenos Aires, Argentina; MLP 91-IV-25-183, osteoderma móvil, Necochea, Buenos Aires, Argentina; MCL 20984/09, 10, 12, 13,

osteodermos aislados, Poço Azul, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil; MHN 182, 245, 959, 960, 962–964, 971, 973–981, P200, osteodermos y fragmentos de coraza, región cárstica de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; AMNH 11261 (“*Propropus discifer*”, nombre inválido), fragmento de escudo pélvico y osteodermos aislados, Buenos Aires, Argentina; FLMNH 91288, osteoderma móvil, Tarija, Bolivia; FLMNH 92404, osteodermos aislados y fragmento de escudo pélvico, Tarija, Bolivia; FLMNH 150645 (parcialmente), tres osteodermos, Tarija, Bolivia; PVL 4780, coraza y elementos del postcráneo, Las Estancias, Catamarca. Además, se analizaron las fotos de Winge (1915: lámina V.3, 4).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno–Holoceno temprano de Argentina (Ensenadense–Lujanense); Pleistoceno de Brasil, Venezuela, Uruguay y Bolivia; se debe sumar el Pleistoceno de Ecuador caso *P. magnus* sea considerada sinónima.

**Diagnosis:** la misma del género, una vez que al momento *P. sulcatus* y *P. magnus* no pueden ser diferenciadas.

**Comentarios:** autores previos (Paula-Couto 1979; Scillato-Yané 1982; Faccin et al. 2005) reconocieron dificultades en diferenciar *P. sulcatus*, *P. magnus* y *P. grandis*, y algunos (Hoffstetter 1952; Paula-Couto 1982) sugirieron que las dos primeras serían sinónimo junior de *P. sulcatus*, la cual tiene prioridad nomenclatural. Por otro lado, Oliveira y Pereira (2009) remarcaron diferencias en la morfología de los osteodermos de *P. sulcatus* y *P. grandis*, sosteniendo que ambas especies serían válidas. Rincón et al. (2008) reconocieron similitudes entre *P. sulcatus*, *P. punctatus* y *D. bellus* con la especie viviente *D. kappleri*, sugiriendo su inclusión en un género aparte, *Hyperoambon* Peters, 1864, actualmente aceptado como un subgénero de *Dasypus*. Castro et al. (2013a) encontraron a *Propraopus sensu* Hoffstetter (1952, 1958) como un agrupamiento parafilético, una vez que *P. punctatus* resultó insertado en el clado

*Dasypus*; *P. sulcatus* y *P. grandis* formaron un clado, diferenciándose en un único carácter (revisado posteriormente por Castro et al. 2013b, ver abajo). El mismo análisis contradujo la proximidad entre *D. kappleri* y *Propaopus*, una vez que ambos se posicionaron en clados distintos. Con respecto a *P. magnus*, Hoffstetter (1952) proveyó una descripción y figuró algunos restos, mencionando incluso que la mayoría del material estaba incluida en la matriz de sedimentos y requería preparación adicional, situación que persiste hasta el presente (J. L. Román Carrión, MEPN, comunicación personal).

Castro et al. (2013b) compararon de manera cualitativa y cuantitativa (i.e., largo, ancho y espesor, ornamentación, número y disposición de forámenes) numerosos osteodermos atribuidos a *P. grandis* y *P. sulcatus* provenientes de las distintas áreas de América del Sur que componen su rango de distribución, incluyendo al sintipo de la última. Sus análisis indicaron que las posibles autapomorfías previamente remarcadas por Oliveira y Pereira (2009) son variables entre ambas entidades nominales. Además, no se identificaron discontinuidades morfológicas, espaciales o temporales entre esas morfoespecies (adoptando los criterios propuestos por Simpson 1951), imposibilitando diferenciar ambas claramente. Esto condujo a su sinonimización, siendo *P. sulcatus* el nombre válido por tener prioridad nomenclatural en relación a *P. grandis*.

Los escasos especímenes referidos a *P. magnus* mostraron tamaño y morfología concordante con *P. sulcatus*, pero Castro et al. (2013b) consideraron que el análisis de materiales más completos, debidamente preparados, es esencial para determinar su sinonimia. Las mismas conclusiones taxonómicas son sostenidas en la presente tesis.

Considerando la sinonimia con *P. grandis*, *P. sulcatus* se reconoce para: las provincias argentinas de Buenos Aires, Santa Fe, Córdoba, Catamarca, Chaco y Corrientes (Scillato-Yané 1982; Scillato-Yané et al. 1995; Zurita et al. 2004; Francia et al. 2010) y acá se suma la provincia de Entre Ríos; Tarija y Ñuapua en Bolivia (Marshall et al. 1984; Marshall y Sempere 1991); Fm. Sopas y Fm. Dolores en Uruguay (Ubilla y Perea 1999); Mene de Inciarte y Cerro Misión en Venezuela (Rincón y White 2007; Rincón et al. 2008); estados de Rio Grande do Norte, Minas

Gerais, Bahia, Piauí, Mato Grosso, Rio Grande do Sul y Tocantins en Brasil (Lund 1842; Schimitz 1990; Faure et al. 1999; Porpino 1999; Cartelle y Hirooka 2005; Pitana y Ribeiro 2007; Oliveira y Pereira 2009; Castro et al. 2013b). Además, hay una posible ocurrencia (cf. *Propraopus*) en el Pleistoceno del Río Juruá, Acre (AMNH 55764, Paula-Couto 1983: 46, figura 3); sin embargo, ese espécimen presenta sus dos forámenes en la intersección entre los surcos radiales y el surco principal, el cual es marcadamente poligonal. Tal característica es incompatible con la de *Propraopus*, asemejándose a la morfología encontrada en *Pachyarmatherium* (ver Rincón y White 2007; Porpino et al. 2009). Algunas de las localidades en que registran *Propraopus* fueron datadas directamente, revelando edades que varían desde el Pleistoceno medio tardío al Holoceno temprano (Ensenadense a Lujanense; Faure et al. 1999; Ubilla y Perea 1999; Cione y Tonni 2005; Pitana y Ribeiro 2007; Castro et al. 2013b).

El mapa de distribución presentado en la Figura 3.10 compila los antedichos registros de *Propraopus*. La amplia distribución de *Propraopus* en el Pleistoceno de América del Sur puede haber sido facilitada por la gran expansión latitudinal de los pastizales durante los periodos glaciales, probablemente formando corredores biogeográficos que se extendían del norte de América del Sur a la actual región Pampeana argentina (Cione et al. 2003; Rabassa et al. 2005; Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006; Carlini y Zurita 2010).

En cuanto al nombre *Propraopus discifer*, Gervais (1878, p. 1362) creó *Hoploplorus discifer* con base en osteodermos colectados por Ameghino. Ameghino (1883) atribuyó la especie al género *Propraopus*, formando *Propraopus discifer*. El espécimen AMNH 11261, compuesto por un fragmento de escudo pélvico y osteodermos fijos aislados, perteneciente a la colección de E. D. Cope, figura en dicha colección como el tipo de *Propraopus discifer*. Analizando directamente ese material, no quedan dudas de que *P. discifer* se trata de un sinónimo de *P. sulcatus*.

Vale también mencionar la existencia de un osteoderma móvil (MLP 56-VIII-23-1, aunque mencionado como MLP 52-X-3-97 por Scillato-Yané 1980; 1982) referido como *Propraopus chapalmalensis* (Ameghino, 1908), que sería procedente de



la Fm. Chapadmalal (Plioceno tardío), en los alrededores de Mar del Plata. Según Scillato-Yané (1980; 1982), sería la única parte que se conservó del holotipo de *Pontotaus chapalmalensis* Ameghino, 1908, equivocadamente sinonimizado a *Zaedyus chapalmalensis* por Rovereto (1914). Scillato-Yané (1982) y Scillato-Yané et al. (1995) remarcan que, como parte del tipo fue perdida y su procedencia estratigráfica es muy dudosa, no hay elementos suficientes para elaborar una diagnosis del taxón y tampoco para sinonimizarlo, tratándose así de un *nomen dubium*.

### ***Dasypus* Linnaeus, 1758**

**Especie tipo:** *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758.

**Especies referidas:** †*D. bellus*, †*D. punctatus*, *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. kappleri*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*.

**Distribución cronológica y geográfica:** Plioceno tardío (Blanquense) a la actualidad en América del Norte y Pleistoceno tardío a la actualidad en América del Sur; distribuciones detalladas para cada especie abajo.

**Diagnosis enmendada:** seis a diez bandas móviles; escudos escapular y pélvico aproximadamente del mismo largo; borde lateral del escudo pélvico con osteodermos alargados y redondeados (no denticulado); forámenes distribuidos por todo el surco principal en los osteodermos fijos, variando entre tres y 16, frecuentemente ubicados en la intersección con los surcos radiales; tres a 18 forámenes en los surcos principales de los osteodermos móviles, que pueden o no estar unidos anteriormente.

**Comentarios:** una lista sinonímica completa de *Dasypus* y de las especies vivientes consideradas pueden ser encontradas en Wetzel et al. (2007). El nombre del género es

derivado del griego *dasypodis* (liebre o conejo) y está basado en la traducción del nombre azteca *Ayotochtli* (por veces escrito incorrectamente como *Azotochtli*, e.g., McBee y Baker 1982), que significaría tortuga-conejo. Este término fue empleado por el conquistador español Francisco Hernández, que también mencionó otros nombres referidos al animal: “*Dasypode Cucurbitino*”, “*Tatou*” y “*Armadillo*” (Hernández 1651: 314). Aparentemente Linnaeus consideró el nombre azteca impasible de latinización y lo pasó a *Dasypus*.

Linnaeus (1758) incluyó a seis especies nominales en *Dasypus*. La especie tipo del género es *Dasypus novemcinctus* por tautonomía lineana, una vez que el término *Dasypus* figura en la lista sinonímica de esta especie (Linnaeus 1758; Alexander et al. 1998; ICZN 1999, artículo 68.5; Gardner y Hayssen 2004). Así, la designación de *Dasypus septemcinctus* como especie tipo por Wetzel y Mondolfi (1979), también reportada por McBee y Baker (1982), es inválida. Fue Thomas (1911) quien notó que el nombre *Dasypus* se refería originalmente al grupo de especies relacionadas a *D. novemcinctus* y que esta debería ser la especie tipo del género. Tal grupo de especies era hasta ese entonces referido como *Tatu* Blumenbach, 1779, *Tatusia* Lesson, 1827 o *Praopus* Burmeister, 1854, mientras que el nombre *Dasypus* era ampliamente utilizado para referirse a los taxones que, hoy en día, son reconocidos como Euphractinae (e.g., Ameghino 1889; Moreno y Mercerat 1891; Lydekker 1894). La propuesta de Thomas (1911) de cambiar el uso del nombre *Dasypus* de un grupo de armadillos a otro no fue prontamente aceptada por diversos autores, dado la confusión generada por la aplicación de la tautonomía lineana, como bien lo comentó Simpson (1945).

*Dasypus neogaeus* (Ameghino, 1891) podría corresponder al registro más antiguo del género. El material se trata de un único osteodermo móvil (MACN 8882), sub-marginal y rodado, supuestamente proveniente del Mioceno tardío de Paraná, Provincia de Entre Ríos, Argentina (Fm. Ituzaingó, “Mesopotamiense”, Huayqueriense; Scillato-Yané 1982; Scillato-Yané et al. 2013). Pero el espécimen muestra características muy derivadas en relación a otros Dasypodini miocénicos (i.e.,

*Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus*), de manera que aquí se interpreta que el mismo proviene de depósitos superiores del perfil estratigráfico, probablemente de edad pleistocénica.

Aunque Scillato-Yané (1982) y Cione y Tonni (1995, 2005) mencionaron los registros más antiguos de *Dasypus* para el Ensenadense, su presencia no pudo ser confirmada por Soibelzon et al. (2010) y tampoco por la autora de esta tesis, de modo que aparentemente todos los fósiles de *Dasypus* conocidos para América del Sur corresponderían al Lujanense. El estudio zooarqueológico conducido por Soibelzon et al. (2012) ha identificado *Dasypus* sp. (probablemente correspondiendo a *D. hybridus* o *D. yepesi*) en depósitos del Holoceno tardío en las Sierras de la Provincia de Córdoba.

Castro et al. (2014a), basados en los registros de *Pliodasypus* y *D. bellus* y en el cladograma por ellos obtenido, infieren que el género *Dasypus* se diferenció en el Plioceno medio (ca. 3,5 Ma) a bajas latitudes de la porción norte de América del Sur. Por otro lado, basados en un tiempo de divergencia estimado de  $11 \pm 2$  Ma entre *D. novemcinctus* y *D. kappleri*, Delsuc et al. (2012) propusieron que el origen de *Dasypus* ocurrió en el Mioceno tardío, luego del registro de *Anadasypus* (*A. hondanus*), lo que contrasta con la evidencia fósil disponible. Como *Dasypus* es el único representante viviente de la tribu, y por lo tanto el único Dasypodini muestreado por Delsuc et al. (2012) en su filogenia molecular, Castro et al. (2014a) interpretaron que el tiempo de divergencia obtenido en verdad representaría el surgimiento de Dasypodini, lo que condice con el registro fósil conocido. Asumiendo el origen del género *Dasypus* en el norte de América del Sur durante el Plioceno tardío, dos hipótesis alternativas de dispersión fueron propuestas: a) algunos *Dasypus* se quedaron en América del Sur sin registros hasta el Pleistoceno, mientras que otros se dispersaron a América del Norte entre 2,2 y 2,7 Ma, o b) los primeros *Dasypus* se dispersaron a América del Norte después del levantamiento del Istmo de Panamá y *D. bellus* se diferenció allá; posteriormente, durante el Pleistoceno, *D. bellus* entró a América del Sur y se diferenció en las distintas especies hoy conocidas (Castro et al.

2014a). Procesos de reingresos similares han sido propuestos para otros xenartros (Scillato-Yané et al. 2005; Carlini et al. 2006; 2008b y d; Carlini y Zurita 2010; Zurita et al. 2011). En el Capítulo 6 se discuten los tiempos de divergencia y hipótesis biogeográficas resultantes de esta tesis.

En la actualidad, *Dasypus* es el xenartro más diverso (Wilson y Reeder, 2005) y el más ampliamente distribuido, ocupando aproximadamente de 40° N a 40° S en el continente americano, en hábitats variados (Wetzel 1985; Aguiar y da Fonseca 2008). Para las especies vivientes, Wetzel y Mondolfi (1979) y Kraft (1995) reconocieron los subgéneros *Cryptophractus* (solamente para *D. pilosus*), *Hyperoambon* (solamente para *D. kappleri*) y *Dasypus* (para las demás especies). Sin embargo, Castro et al. (2014b) elevó *Cryptophractus* a género, revalidando la propuesta original de Fitzinger (1856) para la primera especie.

†*Dasypus bellus* (Simpson, 1929)

Figura 3.12

**Holotipo:** AMNH 23542, un osteodermo móvil (Simpson 1929).

**Paratipos:** AMNH 23543–23546 (Simpson 1929), numerosos osteodermos fijos, móviles y caudales.

**Localidad Tipo:** Seminole Fields, Florida, EE.UU.

**Material revisado:** holotipo y paratipos; AMNH 23433, radio parcial, Allen Cave; AMNH 23470, osteodermos, Allen Cave; AMNH 23583, falange ungueal, Seminole Field; AMNH 23584, astrágalo, Seminole Field; AMNH 23585, metapodial, Seminole Field; AMNH 45746, osteodermos y astrágalo, Cherokee Cave, Missouri; AMNH 96325, tres falanges Seminole Field; AMNH 96326, elementos autopodiales,

Seminole Field; AMNH 96327, numerosos osteodermos, localidad indeterminada; 96328, osteodermos y falange, St. Petersburg; AMNH 96330, numerosos osteodermos, Seminole Field; AMNH 99231, fémur completo, McLeod Lime Rock Mine; AMNH 99232, tibia-fíbula, McLeod Lime Rock Mine; AMNH 99263, rama mandibular parcial, localidad indeterminada; AMNH Fla 1208, osteodermos y elementos postcraneos, Devils Den Mine; AMNH Fla 1209, osteodermos, Devils Den Mine; AMNH Fla 1210, mandíbula parcial, Devils Den Mine; AMNH Fla 1211, fémur, Devils Den Mine; AMNH Fla 1212, dos fémures parciales, Devils Den Mine; AMNH Fla 1217, elementos postcraneos, Devils Den Mine; AMNH Fla 70-1167 y 70-1168, dos ramas mandibulares, Devils Den Mine; AMNH Fla 75-1337, rama mandibular parcial, McLeod Lime Rock Mine; AMNH Fla 75-1338, osteodermos, McLeod Lime Rock Mine; AMNH Fla 89-1625, ulna parcial, McLeod Lime Rock Mine; AMNH Fla 101-1873, hueso mesocervical, McLeod Lime Rock Mine; AMNH Fla 101-1916, vértebra cervical y torácica, McLeod Lime Rock Mine; AMNH Fla 250-6665, osteodermos; AMNH Fla 253-6680, fémur parcial, Connel Lime; FLMNH 2403, osteoderma, Reddick 1B; FLMNH 2478, mandíbula parcial, dientes deciduos y definitivos, diversos elementos del postcráneo, incluyendo vértebras, costillas, escápula, sinsacro, húmero, radio y fémur parciales, rótula, elementos autopodiales anteriores y posteriores, fragmentos de coraza y osteodermos aislados (dos de ellos muestreados para paleohistología); FLMNH 2910, cráneo, fragmentos de costillas y osteodermos, Reddick 1B; FLMNH 2932, navicular, Vero; FLMNH 3324, osteodermos, Reddick 1B; FLMNH 3350, fémur, Haile 8A; FLMNH 9358, osteodermos, Haile 8A; FLMNH 16687, radio, Santa Fe River 4A; FLMNH 16690, fémur, Santa Fe River 4A; FLMNH 16691, calcáneo, Santa Fe River 4A; FLMNH 16698, mandíbula parcial, Haile 15A; FLMNH 22696, ulna, Santa Fe River 4A; FLMNH 24843, hueso mesocervical, Santa Fe River 4A; FLMNH 24844 y 24935, osteodermos, Santa Fe River 4A; FLMNH 24938, calcáneo, Haile 16A; FLMNH 24949, radio, Haile 16A; FLMNH 61906, coraza parcial y elementos postcraneos, Santa Fe River 18; FLMNH 114539, húmero, Haile 7A; FLMNH 126325, hueso

supraoccipital, Haile 16A; FLMNH 130011, osteodermo móvil, Leisey Shell Pit 3; FLMNH 135636–135638, vértebras, Haile 16A; FLMNH 135650, calcáneo, Haile 16A; FLMNH 178509–178545, osteodermos, Inglis 1D; FLMNH 201289, cráneo parcial, Inglis 2A; FLMNH 219980 y 219981, preparados paleohistológicos de osteodermos fijos y móviles, Inglis 1A; FLMNH 223819, 234493, 234498, osteodermos, Haile 7G; FLMNH 223919, osteodermos y numerosos elementos postcraneanos, De Soto Shell Pit; FLMNH 224494, ulna, Inglis 1A; FLMNH 224700, ramas mandibulares con dientes y diversos elementos del postcráneo, Haile 7G; FLMNH 224800, radio, Inglis 2A; FLMNH 241312–241315, dos atlas y dos axis, Withlacoochee River; FLMNH 241325, sinsacro parcial, Withlacoochee River; FLMNH 241342, navicular, Withlacoochee River; FLMNH 243460 y 245214, vértebras, Withlacoochee River; FLMNH 246956 y 247957, hueso mesocervical y vértebra cervical, respectivamente, Haile 7A; FLMNH 261943, atlas, vértebra torácica, costilla, osteodermos, húmeros parciales y falange, Branford 2A. En la presente tesis también se asignan: FLMNH 135630, mandíbula parcial, Haile 16A y FLMNH 224001, fragmento de mandíbula, Haile 7G. Excepto por AMNH 45746, todos los ejemplares mencionados provienen de Florida, EE.UU. Además, fueron analizados los ejemplares AMNH 108484 y 108485, calcos de un osteodermo móvil y un fijo, Big Spring, Nebraska, EE.UU.

**Distribución cronológica y geográfica:** Plioceno tardío–Pleistoceno tardío (Blanquense–Rancholabrense) del sureste y centro de Estados Unidos y Pleistoceno de México (Klippel y Parmalee 1984; Voorhies 1987; Carbot-Chanona 2010) (Figura 3.13).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: tres a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, estando pocos o ninguno en su mitad posterior y raramente ubicados en la intersección con los surcos radiales; surcos principales separados

anteriormente en los osteodermos móviles, con cinco a 18 (generalmente diez) forámenes en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente dos) forámenes en el borde posterior; gran tamaño, solamente comparable a *D. punctatus* entre las especies del género.

**Comentarios:** la especie fue descrita por Simpson (1929: 579) con base en material fragmentario colectado en el Pleistoceno de Florida, EE.UU. Entre las características diagnósticas propuestas está el tamaño, que sería cerca de dos veces más grande que el de *D. novemcinctus* y equivalente al de *P. sulcatus*. Además, Simpson (1929) ha relatado que los osteodermos de *D. bellus* presentan menos forámenes que *D. punctatus* y más que *P. sulcatus* (ambas características aquí corroboradas) e infirió gran proximidad entre la forma norteamericana y los Dasypodini pleistocénicos sudamericanos. Más tarde, con abundantes materiales disponibles, Holmes y Simpson (1931) expandieron la descripción de la especie, detallando la morfología de osteodermos de distintas partes de la coraza e infiriendo la disposición de las escamas corneas. Auffenberg (1957) describió un espécimen muy bien preservado (FLMNH 2478) procedente de Mefford Cave, en Florida, compuesto por coraza, elementos postcraneos, dientes y partes de la mandíbula. Se pudo determinar que se trataba de una hembra pues portaba elementos óseos de embriones en el interior de la coraza.

Schubert y Graham (2000) argumentaron que la diagnosis de *D. bellus* carece de un criterio morfológico claro y reconocieron dificultades en diferenciar la especie de *D. novemcinctus*. Letts y Shapiro (2010, 2012) concluyeron que *D. bellus* y *D. novemcinctus* son próximamente relacionados a base de ADN extraído del ejemplar arriba citado (FLMNH 2478), cuya edad fue estimada entre 10 y 12 ka. Sin embargo, la autora de esta tesis ha encontrado, mezclados a los materiales de FLMNH 2478, elementos óseos (osteodermos y ectotimpánico) seguramente pertenecientes a *D. novemcinctus* actuales. Por este motivo es probable que las muestras de ADN analizadas por Letts y Shapiro (2010, 2012) hayan estado contaminadas con restos de *D. novemcinctus*. Esta situación fue notificada a uno de los autores (B. Shapiro) en el

2012. Sin embargo, Shapiro et al. (2014) sostienen que FLMNH 2478 en verdad corresponde a un ejemplar de *D. novemcinctus* de gran talla (ca. 1,2 m de largo), erróneamente identificado como *D. bellus*. Esta conclusión se basó en un análisis filogenético que indicó que el ADN mitocondrial extraído de FLMNH 2478 se asemeja más al ADN mitocondrial de *D. novemcinctus* que al de un ejemplar de *D. bellus* procedente de Missouri. Así, Shapiro et al. (2014) concluyen que *D. novemcinctus* está en Estados Unidos desde hace 10 ka, significativamente anterior a lo ampliamente aceptado (i.e., que el ingreso de la especie al territorio estadounidense se dio durante el siglo XIX, aunque existe un registro dudoso de 3 ka; Schubert y Graham 2000). Por la probable contaminación mencionada, las conclusiones de Shapiro et al. (2014) no son corroboradas en esta tesis.

Excepto por el dudoso registro de *D. neogaeus* (Mioceno tardío de Argentina, Huayqueriense; ver arriba), el registro más antiguo del género es *D. bellus*, conocido desde el límite Plioceno-Pleistoceno al Pleistoceno tardío (Blanquense a Rancholabrense) del sureste y centro de Estados Unidos, llegando a 42° N (Klippel y Parmalee 1984; Voorhies 1987), y Pleistoceno de México (Carbot-Chanona 2010). *Dasypus bellus* es uno de los xenartros que habría estado involucrado en el GIBA (Morgan 2005; Woodburne 2010), habiendo ingresando rápidamente a América del Norte y dispersado hasta Estados Unidos durante el Blanquense. Los sitios más antiguos adecuadamente datados que contienen a *D. bellus* son de 2,2–2,6 Ma atrás, ubicados tanto en Florida como en Nebraska, mientras que los últimos registros son de cerca de 8 ka, sumando más de 50 localidades en Estados Unidos (Robertson 1976; Voorhies 1987; Morgan 2005; Webb 2006).

A pesar de que la morfología externa de sus osteodermos haya permanecido similar, la especie ha aumentado en tamaño a través del tiempo, aunque no de manera tan pronunciada como otros Xenarthra, e.g. *Holmesina* (Downing y White 1995; McDonald 2005; Morgan 2005). El espécimen relativamente completo mencionado arriba (FLMNH 2478) sugiere un largo total de 1,2 m, pudiendo llegar a 1,5 m (Auffenberg 1957). Aquí se corrobora que tantos los huesos largos como los



osteodermos de *D. bellus* del Rancholabrense son considerablemente más grandes que aquellos del Blanquense. McNab (1980) demostró que armadillos con mayor masa corporal tienen un tiempo de supervivencia más largo durante periodos fríos, factor que puede haber facilitado la ocupación de *D. bellus* en América del Norte.

Otros elementos postcraneanos aislados y/o fragmentarios procedentes de Florida, EE.UU, posiblemente pertenezcan a *D. bellus*, pero no fueron atribuidos a esta especie debido a la presencia de otros dos cingulados (*Holmesina* y *Pachyarmatherium*) en los mismos depósitos.

†*Dasypus punctatus* Lund, 1840

Figura 3.14

*Propraopus punctatus* (Lund, 1840)

**Lectotipo:** ZMK 1/1845: 13767, un osteoderma móvil (designado por Castro et al. 2013a).

**Paralectotipos:** demás sintipos de Lund (1840), parcialmente figurados por Winge (1915, láminas V.1, 2 y VI).

**Localidad Tipo:** Lapa dos Tatus, depósitos cársticos de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (coordenadas aproximadas: 19°31'35" S y 44°00'20" W).

**Material revisado:** lectotipo (demás materiales depositados en el ZMK no fueron analizados); MCN 009, fragmento de coraza con parte del escudo escapular y dos bandas móviles, Pedro Leopoldo, Minas Gerais; MCN 014, osteoderma fijo aislado, Cantagalo, Rio de Janeiro (ejemplares asignados por Paula-Couto 1973, 1980 y 1982, respectivamente); MN 552-V, cráneo y mandíbula parciales con dientes, diversos

elementos del postcráneo y fragmentos de coraza, Sorocaba, São Paulo. En la presente tesis también se asignan a MCL 20984/03, /05, /07, /11, MCL 21001 y MCL 30676–30705, osteodermos aislados, Poço Azul, Chapada Diamantina, Nova Redenção, Bahia. No se conocen otros materiales atribuidos a la especie.

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno tardío–Holoceno temprano del sureste de Brasil (Castro et al. 2013a), y aquí se suma al estado de Bahia, noreste de Brasil (Figura 3.15).

**Diagnosis:** presenta una combinación única de los siguientes caracteres de la coraza: mayoría de los osteodermos fijos con diez forámenes en el surco principal (variando de seis a 16), mayoría de los osteodermos móviles con 12 forámenes en el surco principal (variando de nueve a 18); y mayoría de los osteodermos móviles con cinco forámenes pilíferos en el borde posterior (variando de cuatro a siete), características que indican que sus osteodermos tienen un número mayor de forámenes que otros *Dasypus*, tratándose posiblemente de una autapomorfía del taxón (Castro et al. 2013a).

**Comentarios:** Peter Wilhelm Lund nombró dos especies fósiles de *Dasypus* (*Dasypus punctatus* Lund, 1840 y *D. sulcatus* Lund, 1842) provenientes de las cuevas cársticas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. Posteriormente, Winge (1915) las figuró y describió en mayor detalle, relatando que, más allá de diferencias en tamaño y proporciones entre partes correspondientes, ambas especies difieren de *D. novemcinctus* en caracteres de los osteodermos, como se describe en el Capítulo 4. Hoffstetter (1952) ubicó a *D. punctatus* en el género *Propaopus*. Castro et al. (2013a) redescubren el más completo espécimen conocido de *D. punctatus* (MNRJ 552-V), que cuenta con fragmentos de coraza, cráneo parcial y diversos elementos postcraneos. El análisis filogenético realizado por ellos agrupó el taxón con las especies actuales de *Dasypus* (y no con *Propaopus*), de modo que concluyeron que la atribución genérica

original era más adecuada, lo que se corrobora en esta tesis. Al igual que Rincón et al. (2008), Castro et al. (2013a) reconocieron similitudes entre *D. punctatus* y *D. kappleri* en cuanto a la morfología del paladar óseo. Aparte de este ejemplar y de los materiales tipo, depositados en la Colección Lund del ZMK, la especie era conocida solamente por dos especímenes más (MCN 009, de Pedro Leopoldo, Minas Gerais y MCN 014, de Cantagalo, Rio de Janeiro), todos provenientes del sureste de Brasil (Paula-Couto 1973; 1980; 1982; Castro et al. 2013a). Aquí se dan a conocer nuevos materiales de la especie colectados de Poço Azul, Chapada Diamantina, Nova Redenção, Bahia, Brasil. Juntamente con *D. novemcinctus*, *D. punctatus* corresponde al registro inequívoco más antiguo del género *Dasypus* en América del Sur, presentes en depósitos del Pleistoceno tardío, Lujanense (Scillato-Yané 1982; Cartelle et al. 2008; Castro et al. 2013a).

*Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758

Figura 3.16

*Tatusia novemcincta fossilis* Ameghino, 1889

**Material tipo:** NRM 532077, ejemplar en vía húmeda.

**Localidad Tipo:** Pernambuco, Brasil (restringido de “*America meridionali*” de Linnaeus 1758 por Cabrera 1958).

**Material revisado:** AMNH 55771, osteodermo aislado, Río Juruá, entre Marechal Thaumaturgo y São João, Acre, Brasil (ejemplar fósil); AMNH 5942, cráneo y piel, Saint George, Trinidad y Tobago; AMNH 29828, cráneo y piel, Tola, Nicaragua; AMNH 32356, cráneo y piel, Popayan, Colombia; AMNH 33149, piel, Cauca, Colombia; AMNH 42441, 42883 y 42914, pieles, Kartabo, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 46600, cráneo, Río Machangara, Pichincha, Ecuador; AMNH

93116, cráneo y piel, Parintins, Amazonas, Brasil; AMNH 133261, 133266 y 133267, cráneos, postcráneos y pieles, Anápolis, Goiás, Brasil; AMNH 136252, cráneo, postcráneo y piel, Villavicencio, Meta, Colombia; AMNH 136254, cráneo, Villavicencio, Meta, Colombia; AMNH 140496, cráneo y piel, Guyana (identificado equivocadamente como *D. kappleri*); AMNH 147494, piel, Loreto, Perú; AMNH 172715, cráneo, San Pedro Tapanatepec, Oaxaca, México; AMNH 176676, cráneo, El Mante, Tamaulipas, México; AMNH 177078, cráneo y piel, localidad indeterminada, Guatemala; AMNH 205726, cráneo, postcráneo y piel, San Jorge, Durazno, Uruguay; AMNH 205727, cráneo, postcráneo y piel, Zapican, Lavalleja, Uruguay; AMNH 208100, cráneo, Lamar, Ayacucho, Perú; AMNH 211669–211674, 215067, cráneos, postcráneos y pieles, Cercado, Beni, Bolivia; AMNH 242337, cráneo, Highlands County, Florida, EE.UU.; AMNH 255865, 255866, 255868 y 255869, cráneos, Casarabe, Beni, Bolivia; AMNH 261306, piel, Nuflo de Chávez, Santa Cruz, Bolivia; AMNH 262659, cráneo, Trinidad, Beni, Bolivia; MCL 30644–30653, osteodermos aislados, Poço Azul, Chapada Diamantina, Nova Redenção, Bahia, Brasil (ejemplares fósiles); MCN-MA 99, cráneo, Santana do Livramento, Rio Grande do Sul, Brasil; MCN-MA 986, cráneo, Taim, Rio Grande do Sul, Brasil; MCN-MA 2788, cráneo, Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil; MCN-MA 2836, cráneo, postcráneo y piel, localidad indeterminada, Brasil; MCN-MA 3021, cráneo, postcráneo y piel, General Câmara, Rio Grande do Sul, Brasil; MLP 01.I.03.74 a 01.I.03.76, cráneos, Formosa o Corrientes, Argentina; MLP 02.III.00.14, Iguazú, Misiones, Argentina; MLP 02.X.02.1, cráneo y postcráneo, Colón, Entre Ríos, Argentina; MN 5006, cráneo, postcráneo y piel, Anápolis, Goiás, Brasil; MN 5789, cráneo, Belterra, Pará, Brasil; MN 24465, cráneo, Mineiros, Goiás, Brasil; MN 26915, cráneo y piel, Usina Balbina, Amazonas, Brasil; MN 27945, cráneo y piel, Usina de Samuel, Rondônia, Brasil; MN 42850, cráneo, Bom Jardim, Rondônia, Brasil; MN 30687, cráneo y piel, Usina Caeté, Alagoas, Brasil; MN 24465, cráneo, Mineiros, Goiás, Brasil; MN 10044, cráneo y piel, Duque de Caxias, Rio de Janeiro, Brasil; MN 51653, cráneo y postcráneo, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; MN 73301, autopodios, Laje do Muriaé, Rio de

Janeiro, Brasil; MZUSP 7996, cráneo y postcráneo, Barra do Corda, Maranhão; MZUSP 10431, postcráneo, Tamanduá, São Paulo, Brasil; MZUSP 13800, piel, Conchas, São Paulo, Brasil; MZUSP 13801, cráneo y piel, Conchas, São Paulo, Brasil; MZUSP 20189, cráneo y postcráneo, localidad indeterminada.

**Distribución cronológica y geográfica:** Fósiles para el Pleistoceno tardío (Lujanense) de Argentina, Bolivia, Uruguay y Brasil (pero ver comentarios abajo; Ameghino 1889; Hoffstetter 1968; Scillato-Yané 1980; Paula-Couto 1983; Marshall et al. 1984; Vizcaíno et al. 1995). En la actualidad, la especie se distribuye en América del Sur desde ca. 35° S, América Central (incluyendo las islas Grenada, Margarita, Antillas y Trinidad y Tobago) y América del Norte, hasta ca. 40° N en EE.UU. (McBee y Baker 1982; Wetzel et al. 2007; Aguiar y da Fonseca 2008; Loughry et al. 2014) (Figura 3.17).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 78,7 y 110,9 mm en los adultos; siete a diez bandas móviles; dos a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, distribuidos por todo el surco, presentes o ausentes en la intersección con los surcos radiales; surcos principales unidos anteriormente en la mayoría (80%) de los osteodermos móviles, con seis a 13 (generalmente diez) forámenes en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente cuatro) forámenes en el borde posterior.

**Comentarios:** Linnaeus (1758) erigió *D. novemcinctus* a base de publicaciones previas, incluyendo a Hernández (1651) y Linnaeus (1754). Thomas (1911) reportó la existencia en el Museo Sueco de Historia Natural, en Estocolmo, de un ejemplar de *D. novemcinctus* que era originalmente parte de la colección del Príncipe Coronado Adolf Fredrik, y que habría sido estudiado por Linnaeus. Según Alexander et al. (1998), tal ejemplar (NRM 532077) fue autenticado como el tipo de la especie por el

Dr. Sven Kullander, curador de la Colección de Zoología de Vertebrados de dicho museo. Tal información fue confirmada por la Dra. Daniela Kalthoff, actual curadora de la colección de mamíferos en dicho museo. El acceso a fotos del espécimen (Figura 3.16), conservado en vía húmeda, confirmó que se trata de *D. novemcinctus*.

Entre las nuevas combinaciones para los Dasypodidae del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, Ameghino (1889) estableció “*Tatusia novemcincta fossilis*” (= *Dasypus novemcinctus*) basado en la mención por parte de Lydekker de placas colectadas por A. Bravard en Argentina. Scillato-Yané (1982) los refiere como *Dasypus* aff. *novemcinctus*, pero aclara que no ha podido encontrar ningún fósil perteneciente a la especie en Argentina. Vizcaíno et al. (1995) también refieren como *Dasypus* aff. *novemcinctus* el cráneo parcial proveniente de la Fm. Sopas, Pleistoceno tardío (Lujanense) de Uruguay, y resaltan la incertidumbre del registro de la especie en Argentina. Hoffstetter (1968) citó a *Dasypus* cf. *novemcinctus* para el Pleistoceno tardío de Bolivia, pero Marshall et al. (1984) indicaron la posibilidad de que se traten de sedimentos holocénicos.

Para Brasil, diversos especímenes colectados en el Río Juruá, Acre, fueron determinados por Paula-Couto (1983) como *Dasypus* cf. *D. novemcinctus* y tuvieron edades inferidas como “Pleistoceno”, “Pleistoceno tardío” y “probablemente reciente”. De esos materiales, solamente AMNH 55771 (colectado en la barranca derecha del Río Juruá, entre Marechal Thaumaturgo y São João, Acre), cuya edad fue determinada por Paula-Couto (1983) como “probablemente reciente”, fue analizado directamente. Se identifica dicho osteodermo como un elemento semimóvil del escudo escapular. Exhibe un surco en “U” con ocho forámenes, además de otros tres en el borde posterior. Esta morfología es compatible con la de *Dasypus* y más derivada que la de *Anadasypus*, reconocido para el Mioceno de la misma zona. Así, se acepta la determinación de Paula-Couto (1983), pero se atribuye su edad al Lujanense (ver Latrubesse y Rancy 1998). Aún para Brasil, osteodermos aislados procedentes de Poço Azul, Bahia, fueron analizados y son aquí identificados como *D. novemcinctus*; este material sería procedente del Pleistoceno tardío (Lujanense; Cartelle et al. 2008),

pero no se puede descartar una edad holocénica, debido a una posible mezcla temporal, característica de ambientes deposicionales de cuevas.

En la actualidad, la distribución de *D. novemcinctus* (Figura 3.17) en América del Sur se extiende desde su extremo norte hasta Uruguay y Argentina, incluso a oeste de los Andes entre Colombia y el norte de Perú (Wetzel et al. 2007, Aguiar y da Fonseca 2008). Sin embargo, a base de un ejemplar hallado vivo en Guisasola, Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Zamorano y Scillato-Yané (2008) infirieron una expansión austral actual de especie, aunque no descartaron su llegada por vías antrópicas. Abba y Vizcaíno (2011) revisaron los registros de *D. novemcinctus* en esta provincia y concluyeron que, a pesar de reportes para otras zonas, su presencia está confirmada solamente para la zona del Delta. Acerca de los registros insulares de América Central (Grenada, Margarita, Antillas y Trinidad y Tobago), debido a la incertidumbre en cuanto a registros de *D. novemcinctus* en el Pleistoceno, época en que estas islas podrían conectarse al continente, no se puede descartar la posibilidad de que se trate de una introducción antrópica en tiempos históricos.

En América del Norte, el primer registro de *D. novemcinctus* es en tiempos recientes (ca. 3 ka, pero Schubert y Graham 2000 argumentaron que tal edad es cuestionable) y su distribución actual es prácticamente coincidente con aquella de *D. bellus* (Klippel y Parmalle 1984; Taulman y Robbins 1996). Registros históricos indican que el animal llegaba hasta el sur de Texas en el siglo XIX y desde ahí se ha documentado una rápida expansión hacia el norte de Estados Unidos, actualmente ocupando el sur y sureste de ese país (Talmage y Buchanan 1954; Robertson 1976; McBee y Baker 1982; Klippel y Parmalle 1984; Wetzel 1985; Taulman y Robbins 1996; Layne 2003; Aguiar y da Fonseca 2008; Jasinski y Wallace 2014). Aparentemente, su distribución está limitada tanto por la temperatura mínima y duración del periodo frío como por la cantidad de precipitación; en el caso del límite norte de su rango geográfico, la ocupación fue probablemente posibilitada por la habilidad de construir madrigueras que lo aíslan térmicamente del exterior (Talmage y

Buchanan 1954; McNab 1980; Klippel y Parmalee 1984; Schubert y Graham 2000; Layne 2003).

Cabrera (1958) restringió la localidad tipo a Pernambuco, Brasil, por ser el principal origen de animales brasileños enviados para estudios en Europa durante los siglos XVI a XVIII y por ser donde la especie fue observada por Marcgrave (1648: 231), autor citado por Linnaeus (1758: 51). Wetzel et al. (2007) reconocieron como válidas cuatro subespecies sudamericanas: *Dasypus novemcinctus fenestratus* (que ocupa la zona este de Colombia, norte y oeste de Venezuela, hasta Honduras), *D. n. mexianae* (endémica del delta del Río Amazonas, Pará, Brasil), *D. n. aequatorialis* (presente al oeste de los Andes, de Colombia al norte de Perú) y *D. n. novemcinctus* (presente en las demás localidades), mientras que Cabrera (1958) no consideró la primera como válida. Por las razones expresas en el Capítulo 2, la presente tesis no evalúa la validez de taxones subespecíficos.

A lo largo de su amplia distribución latitudinal, *D. novemcinctus* ocupa hábitats muy variados, como praderas, selvas tropicales, bosques subtropicales, sabanas, palmares y matorrales; posee una dieta generalista, con preferencia por insectos (Talmage y Buchanan 1954; Scillato-Yané 1982; Wetzel et al. 2007). McBee y Baker (1982) y Layne (2003) recopilaron datos acerca de la especie, incluyendo datos anatómicos, fisiológicos, ecológicos, reproductivos, ontogenéticos, comportamentales y genéticos.

### ***Dasypus septemcinctus* Linnaeus, 1758**

Figura 3.18

**Material tipo:** UPSZTY 24, piel de juvenil montada (ver comentarios abajo).

**Localidad Tipo:** Pernambuco, Brasil (restringida por Cabrera 1958); localidad de Lagoa Grande (restringida por Feijó y Langguth 2013)



**Material revisado:** AMNH 133258, cráneo y piel, Anápolis, Goiás (identificado equivocadamente como *D. hybridus*); MLP 1877, cráneo, Chaco, Argentina; MN 1048, piel, localidad indeterminada; MN 2366, piel, Rio São Miguel, Goiás; MN 2367, piel, localidad indeterminada; MN 2370, cráneo y piel, Ilha do Marajó, Pará; MN 2693, piel, divisa Jamari y Guaporé, Rondônia; MN 4291, piel, Barreiras, Bahia; MN 10062, cráneo y piel, Matias Barbosa, Minas Gerais; MN 10071, cráneo y piel, São João Batista do Glória, Minas Gerais; MN 10091, cráneo y piel, Matias Barbosa, Minas Gerais; MN 24022, piel, localidad indeterminada; MN 23989, piel, Xavantina, Mato Grosso; MN 23997, piel, localidad indeterminada; MN 24005, piel, Matias Barbosa, Minas Gerais; MN 24007, piel, localidad indeterminada; MN 24024, piel, localidad indeterminada; MN 24094, cráneo y piel, Poços de Caldas, Minas Gerais; MN 24469, piel, Brasília, Distrito Federal; MN 41960 y 41961, pieles, Itatiaia, Rio de Janeiro; MN 51652, cráneo, postcráneo y piel, Santa Maria Madalena, Rio de Janeiro; MN 53376, cráneo y piel, Paracambi, Rio de Janeiro; MN 55051, cráneo, postcráneo y piel, Paracambi, Rio de Janeiro; MN 55052 y 55053, pieles, Paracambi, Rio de Janeiro; MN 59336, piel, Mineiros, Goiás; MN 59478, cráneo y postcráneo, São Raimundo Nonato, Piauí; MN 63454, cráneo, postcráneo y piel, São Raimundo Nonato, Piauí; MN 68375, cráneo, Telemaco Borba, Paraná; MZUSP 5111, piel, Cachimbo, Pará; MZUSP 8111, cráneo y mandíbula, Cachimbo, Pará; MZUSP 19983, piel, Brasília, Distrito Federal; MZUSP 19984, cráneo y postcráneo, Camandocaia, Minas Gerais. Todos los ejemplares (excepto MLP 187) son procedentes de Brasil.

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de esta especie; en la actualidad, se distribuye desde el delta del Río Amazonas, pasando por la región central de Brasil, hasta el sur de ese país, llegando a oeste al Chaco de Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (Wetzel 1985; Wetzel et al. 2007; Anacleto et al. 2014a). (Figura 3.19)

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 55,4 y 74,5 mm en los adultos; seis a siete bandas móviles; dos a nueve (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, pocos o ninguno ubicados en su mitad posterior, presentes o ausentes en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos móviles separados anteriormente, con tres a nueve forámenes (generalmente siete) y uno a cuatro (generalmente tres) forámenes en el borde posterior.

**Comentarios:** En la descripción de *D. septemcinctus*, Linnaeus (1758: 51) hace referencia al trabajo de Balk (1749) en la *Amoenitates Academicae*, el cual describe a *Erinaceus loricatus* con base en un neonato. El material analizado por Balk (1749), que corresponde al tipo de *D. septemcinctus*, fue considerado perdido (Löhnberg 1928), pero la descripción no deja dudas en cuanto a su identidad taxonómica (Hamlett 1939). Feijó y Langguth (2013) figuraron al tipo de *D. septemcinctus*, depositado en el Museo de la Evolución, Universidad de Uppsala, Suecia. Es muy probable que este sea el mismo espécimen que Wetzel y Mondolfi (1979: 53) anteriormente determinaron como holotipo de *D. septemcinctus* (“No. 4 Mus. Adolpho Fred., Linné Coll. No. 24, Zool. Inst., Upsalla Univ.”), dado que su descripción (especimen pobremente preservado, seco, con siete bandas móviles) coincide con el material figurado por Feijó y Langguth (2013). Actualmente, dicho ejemplar tiene el número UPSZTY 24, como fue informado por la curadora, Dra. Erica Mejlon, quien gentilmente cedió fotos del mismo (Figura 3.18).

En cuanto a la localidad tipo, Hamlett (1939) sugirió a Pernambuco como probable punto de origen, una vez que la mayoría de los armadillos presentes en colecciones europeas en la época de Linnaeus vinieron de las posesiones holandesas en la costa brasileña, y que en tal región trabajó G. Marcgrave en el siglo XVII. Tal sugerencia fue tomada por Cabrera (1958), que fijó Pernambuco como la localidad tipo, lo que fue también aceptado por Wetzel y Mondolfi (1979). Feijó y Langguth (2013) la

restringieron aún más, a solamente la localidad de Lagoa Grande, donde afirman haber evidencias recientes de la presencia de la especie.

Gray (1874) presentó el esqueleto de un espécimen adulto y revisó la literatura existente hasta ese momento; optó por atribuir la especie a un nuevo género (*Muletia*), caracterizado por su cola más corta, deprimida en la base, el menor número de vértebras y anillos caudales, y orejas menores, propuesta que no tuvo amplia aceptación.

Hamlett (1939) caracterizó a *D. septemcinctus* y reafirmó la distinción entre esta especie y *D. hybridus*. Las características diagnósticas allí enumeradas fueron el número de bandas (seis o siete totalmente móviles), las orejas y cola proporcionalmente más largas (en discrepancia con Gray 1874 y Wetzel y Mondolfi 1979) y la fórmula dental 6/8 (pero ver Capítulo 4). Aunque su dieta y ecología sean consideradas semejantes a las de *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus* habita ambientes más abiertos, como sabanas, pastizales y ocasionalmente selvas de galería (Hamlett, 1939; Wetzel y Mondolfi 1979).

### ***Dasypus hybridus* (Desmarest, 1804)**

Figura 3.20

*Praopus hybridus*: Gervais y Ameghino 1880

*Tatusia hybrida fossilis*: Ameghino 1889

**Material tipo:** literario (ver comentarios abajo).

**Localidad Tipo:** San Ignacio, Misiones, Paraguay (restringida por Cabrera 1958).

**Material revisado:** AAC 7 y 12, cráneos; AMNH 205692, cráneo, Belén, Artigas, Uruguay; AMNH 205693, cráneo y postcráneo, Belén, Artigas, Uruguay; AMNH

205694 y 205695, pieles, Melo, Cerro Largo, Uruguay; AMNH 205706 y 205707, cráneos, Zapican, Lavalleja, Uruguay; MLP 1-I-03-65, cráneo, Coronel Suárez, Buenos Aires, Argentina; MLP 1-I-03-67, cráneo, Chascomús, Buenos Aires, Argentina; MLP 1-I-03-69, cráneo, La Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP 1-I-03-70, cráneo, Pila, Buenos Aires, Argentina; MLP 3-X-94-3, cráneo, Chascomús, Buenos Aires, Argentina; MLP 3-X-96-1, piel, Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina.

**Distribución cronológica y geográfica:** Posible presencia en el Pleistoceno tardío (Lujanense) de la Provincia de Buenos Aires (Gervais y Ameghino 1880; Ameghino 1889) y en el Holoceno tardío de la Provincia de Córdoba (Soilbelzon et al. 2012); en la actualidad, se distribuye en el sur de Paraguay, extremo sur de Brasil, Uruguay y porción central y noreste de Argentina (Abba y Gonzalez 2014). (Figura 3.21)

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 66,3 y 75,5 mm en los adultos; seis a ocho bandas móviles; cuatro a nueve (generalmente seis) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, ubicados en todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos móviles raramente unidos anteriormente, con cinco a 12 forámenes (generalmente siete) en estos surcos, y uno a cuatro (generalmente dos) forámenes en el borde posterior.

**Comentarios:** En su descripción del “Tatou Sixieme” o “Tatou Mulet”, Azara (1801: 186–191) mencionó el origen del nombre “mulita”, empleado tanto por los guaraníes como por los españoles del Río de La Plata, que hace alusión a sus orejas grandes y paralelas. Además, describió su tamaño, número de bandas (seis o siete en los adultos y cinco en los embriones que observó), comportamiento y características de reproducción, entre otras, remarcando las diferencias en relación al “Tatou noir” (= *Dasypus novemcinctus*). En cuanto a la distribución, remarcó su presencia en lugares llenos de esparto (gramínea, probablemente del género *Stipa*), incluyendo los campos

entre las Misiones y Ñeembucú (Paraguay), aunque se extendiera hacia el Sur, por los Pampas de Buenos Aires (Azara 1801: 188). Desmarest (1803: 432) consideró que, a pesar de haber sido confundido por Buffon (1763: 215) con el “tatueté” o “cachicame” (= *D. novemcinctus*), el “tatou mulet” debería ser considerado como una especie nueva, siendo muy común en el Río de La Plata y en la provincia de Misiones, cerca de ríos y zonas abiertas. Por fin, Desmarest (1804: 28) definió la especie *Loricatus hybridus* con base en la descripción del “tatou mulet de d’Azara” (Azara 1801). No se pudo identificar cualquier ejemplar de la especie que haya sido directamente estudiado por Desmarest (C. Callou, Muséum National d’Histoire Naturelle, comunicación personal), por eso se considera que el material tipo de la especie es literario. Como Desmarest (1804) nombró la especie con base en una descripción bibliográfica, sin aparentemente haber tenido contacto directo con un ejemplar, la determinación de un material tipo para la especie queda pendiente. La localidad tipo no fue designada por Desmarest (1804), pero Cabrera (1958) la restringió a San Ignacio, Departamento de Misiones, Paraguay, por estar aproximadamente en el límite norte del área indicada por Azara (1801).

*Dasypus hybridus* fue confundido y considerado sinónimo de *D. septemcinctus* por diversos autores entre fines del siglo XIX e inicio del siglo XX (Hamlett 1939). *Praopus* aff. *hybridus* (= *Dasypus* aff. *hybridus*) representa el primer registro de un fósil de *Dasypus* para Argentina (Gervais y Ameghino 1880), volviendo a ser mencionado por Ameghino (1889; como *Tatusia hybrida fossilis*), posiblemente en ambos casos para depósitos de edad Pleistoceno tardío (Lujanense) de la Provincia de Buenos Aires. Al igual que para *Dasypus* aff. *novemcinctus*, Scillato-Yané (1982) aclara que no ha podido localizar tales materiales en las colecciones estudiadas por Ameghino o hallar ningún fósil perteneciente a la especie en Argentina, mientras que Vizcaíno et al. (1995) cuestionan la validez de esos registros

En la actualidad, *D. hybridus* se distribuye desde el sur de Paraguay hasta el sur de la Provincia de Buenos Aires, y desde la frontera costera de Rio Grande do Sul, Brasil, y Uruguay, llegando a la Provincia de Río Negro y Mendoza según Cabrebra

(1958) y Wetzel et al. (2007); sin embargo, Abba y Gonzalez (2014) consideran que el límite oeste de la distribución de la especie sería cerca de la frontera entre las Provincias de Buenos Aires y La Pampa (Figura 3.21). Ocupa mayormente hábitats de pastizales naturales, pero también campos agrícolas, y ha sido encontrado en altitudes que varían desde el nivel del mar hasta cerca de 2.300 msnm; las madrigueras generalmente son construidas en suelos arenosos (Wetzel et al. 2007; Abba y Vizcaíno 2011).

*Dasypus kappleri* Krauss, 1862

Figura 3.22

**Material tipo:** SMNS 285, cráneo de un individuo adulto, propuesto como lectotipo por Wetzel y Mondolfi (1979).

**Localidad tipo:** probablemente las cercanías de Albina, cerca a la desembocadura del Río Marowijne, Surinam (Husson 1978).

**Material revisado:** AMNH 48131, piel, Kartabo, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 48132, cráneo y piel, Kalacoon, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 48222, cráneo y piel, Kartabo, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 64118, cráneo, Kartabo, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 64119, cráneo y piel, Kartabo, Cuyuni-Mazaruni, Guyana; AMNH 76573 y 76574, cráneos, localidades indeterminadas; AMNH 76933, cráneo y piel, Tamatama, Amazonas, Venezuela; AMNH 77755, cráneo, localidad indeterminada; AMNH 98464, cráneo y piel, localidad indeterminada, Perú; AMNH 98812, cráneo, Carachuma, Cusco, Perú; AMNH 136251, cráneo, postcráneo y piel, Villavicencio, Colombia; AMNH 136253 y 136255, cráneos, Villavicencio, Colombia; AMNH 267011, cráneo, Paracou, Cayenne, Guyana Francesa; MN 20581, cráneo y piel, Río Tracajatuba, Amapá, Brasil; MN 26931, cráneo y piel, Usina

Balbina, Amazonas; MN 42853 y 42854, pieles, Arequemes, Rondônia, Brasil; MUSM 697, cráneo, Orellana, Loreto, Perú; MUSM 11083, piel, Requena, Loreto, Perú; MUSM 23073, piel, Manú, Madre de Dios, Perú; MZUSP 8950, cráneo y mandíbula, São Domingos do Capim, Pará, Brasil; MZUSP 24798, piel, Balbina, Amazonas.

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de esta especie; en la actualidad, se distribuye al este de los Andes en Colombia, sur del Río Orinoco en Venezuela, y en Guyana, Surinam, Guyana Francesa, cuenca del Amazonas en Brasil, Ecuador, Perú y noreste de Bolivia (Wetzel y Mondolfi 1979; Wetzel et al. 2007; Anacleto et al. 2014b; ver comentarios abajo) (Figura 3.23).

**Diagnosis enmendada:** LMC entre 112,1 y 135,0 mm en los adultos; bordes laterales del paladar, posteriormente a la serie dentaria, marcadamente aquillados; margen posterior del paladar recta; presencia del quinto dígito vestigial en la mano (pero ver Costa y Vizcaíno 2010); escotadura anterior del escudo escapular marcadamente angular; siete a ocho bandas móviles. Tres a siete forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos escapulares y siete a 18 forámenes en los pélvicos, distribuidos por todo el surco, inclusive en la intersección con surcos radiales, con forámenes notablemente grandes presentes en algunos osteodermos; surcos principales de los osteodermos móviles unidos o separados anteriormente, con seis a 14 (generalmente ocho) forámenes en estos surcos, y dos a cuatro (generalmente dos) en el borde posterior. Además, se puede mencionar su gran tamaño (pasando los 8 Kg) y la presencia de escamas en forma de espina en las patas traseras.

**Comentarios:** Krauss (1862) definió a la especie *D. kappleri* con base en cuatro cráneos colectados por A. Kappler junto al Río Marowijne en Surinam. Wetzel y Mondolfi (1979) propusieron como lectotipo al espécimen SMNS 285, que portaba una etiqueta con la siguiente inscripción “Kappler, 1846, Typus?”, suponiendo que se

trataba del espécimen No. II de Krauss (1862). Algunas de las características diagnósticas fueron detalladamente descriptas y figuradas por Krauss (1862; Taf. III) y Husson (1978, p. 256), mientras que Moeller (1968) y Wetzel y Mondolfi (1979) consideraron que la especie está ampliamente separada de las otras de su género. Cabrera (1958) y Wetzel et al. (2007) reconocieron a dos subespecies, *D. kappleri kappleri* y *Dasypus kappleri pastasae*, siendo que la primera sería encontrada en el sureste de Colombia, sur de Venezuela, Guyanas y bajo Amazonas, hasta Pará en Brasil, mientras que la segunda estaría distribuida en el norte de Perú y Ecuador, noreste de Bolivia y alto Amazonas en Brasil.

Una diferencia pronunciada entre los mapas de distribución provistos por Wetzel et al. (2007) y por Anacleto et al. (2014b) se debe a un registro de la especie en la localidad de Capiipi, cerca de la frontera entre los estados brasileños de Pará y Mato Grosso, en el primer. Sin embargo, el ejemplar en cuestión (MZUSP 8950) en realidad proviene de São Domingos do Capim, norte de Pará (Figura 3.23).

*Dasypus kappleri* conserva el quinto dedo de la mano completo, con metacarpal y falanges, mientras que las demás especies de *Dasypus* cuentan con un metacarpal vestigial. Sin embargo, Costa y Vizcaíno (2010) describieron la presencia del quinto dígito en la mano de dos especímenes de *D. novemcinctus*, incluso externamente visible en uno de ellos, trayendo dudas en cuanto a la validez diagnóstica de este carácter. Su gran tamaño (entre 8,5 y 10,5 Kg) es superado solamente por *Priodontes* entre los armadillos actuales, mientras que el largo del rostro y del paladar es superior al presente en los demás *Dasypus* e inferior al de *Cryptophractus* (Wetzel y Mondolfi 1979; Castro et al. 2014b). La especie ocupa zonas de selva densa (Krauss 1862; Husson 1978); las camadas son típicamente conformadas por dos individuos y las madrigueras son construidas en suelos bien drenados de la selva (Wetzel y Mondolfi 1979).



*Dasypus sabanicola* Mondolfi, 1967

Figura 3.24

**Holotipo:** MEBRG 965, piel y cráneo (Mondolfi 1967).

**Paratipos:** MEBRG 963, 964, 966–968, 783, pieles y cráneos; MBUCV I-439, I-1475, I-1527, pieles y cráneos; MHNLS 1095, piel (Mondolfi 1967).

**Localidad Tipo:** Hato Macanillal, Distrito de Achaguas, Estado Apure, Venezuela (Mondolfi 1967).

**Material revisado:** MLP 22.II.00.6, cráneo, Anzoátegui, Venezuela; Fotos de MEBRG 965 (holotipo).

**Distribución cronológica y geográfica:** Pleistoceno tardío (Lujanense) de Mene de Inciarte, Venezuela (Rincón et al. 2008); en la actualidad, se distribuye en los llanos de Venezuela (desde los estados Monagas y noreste de Bolívar hasta Apure) y Colombia (departamento Meta) (Mondolfi 1967; Wetzel y Mondolfi 1979; Wetzel et al. 2007; Superina et al. 2014) (Figura 3.25).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC entre 60,0 y 72,1 mm en los adultos; siete a nueve bandas móviles; uno a cinco forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, distribuidos por todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; dos a siete forámenes en los surcos principales de los osteodermos móviles, y tres o cuatro forámenes en el borde posterior.

**Comentarios:** Mondolfi (1967) describe la nueva especie para los llanos de Apure y del Guárico, Venezuela, inicialmente distinguida por la talla bastante inferior que las

otras dos especies de *Dasypus* presentes en dicho país, *D. kappleri* y *D. novemcinctus*. *Dasypus sabanicola* presenta coraza oscura, siete a nueve bandas totalmente móviles, generalmente ocho, borde posterior del paladar similar al de *D. novemcinctus* y seis a ocho molariformes superiores e inferiores (Mondolfi 1967; Wetzel y Mondolfi 1979).

Osteodermos fijos y móviles de *D. sabanicola* fueron colectados en los pozos de asfalto de Mene de Inciarte (Serra Perijá, estado Zulia, Venezuela), cuyas dataciones van de aproximadamente 25 a 28 ka, correspondiendo al Pleistoceno tardío (Lujanense); la especie no está presente actualmente en la zona, sugiriendo una reducción en su distribución actual en relación a la pasada (Rincón et al. 2008). *Dasypus sabanicola* actualmente habita campos abiertos con vegetación predominante de gramíneas, y tiene una dieta preferentemente insectívora y hábitos crepusculares (Mondolfi 1967; Wetzel y Mondolfi 1979). Según el Sistema de Información de Museos y Colecciones Zoológicas de Venezuela (SIMCOZ), cuenta con cerca de 50 especímenes colectados en ese país.

*Dasypus yepesi* Vizcaíno, 1995

Figura 3.26

**Holotipo:** 30-III-90-8, cráneo y piel (holotipo), San Andrés, Orán, Salta, Argentina (Vizcaíno 1995).

**Localidad Tipo:** San Andrés (1.800 msnm), Departamento Orán, Salta, Argentina (Vizcaíno 1995).

**Material revisado:** holotipo; MLP 30-III-90-1, cráneo, postcráneo y piel; MLP 30-III-90-2, cráneo, postcráneo y piel; MLP 30-III-90-3, coraza; MLP 30-III-90-4, piel; MLP 30-III-90-5, coraza; MLP 30-III-90-7, coraza; MLP 10-II-99-6, coraza. Todos los materiales proceden del Departamento de Ledesma, Jujuy, Argentina.

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles inequívocos de esta especie (ver Soibelzon et al. 2012); en la actualidad ocurre en el noroeste de Argentina, en las Provincias de Salta y Jujuy (Vizcaíno 1995; Wetzel et al. 2007; Abba y Vizcaíno 2014) (Figura 3.25).

**Diagnosis enmendada:** la especie presenta la combinación única de las siguientes características: LMC próximo a los 71 mm en los adultos; siete a nueve bandas móviles; tres a ocho (generalmente cuatro) forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos, ubicados en todo el surco, estando por lo menos uno en la intersección con los surcos radiales; surcos principales de los osteodermos unidos o separados anteriormente, con seis a nueve forámenes (generalmente siete) y uno a tres forámenes en el borde posterior.

**Comentarios:** Yepes (1933) separó a los *Dasypus* de las Yungas del noroeste argentino (previamente atribuidos a *D. novemcinctus*, *D. hybridus* o *D. septemcinctus*) en la especie *D. mazzai*. Al examinar los dos especímenes de la serie tipo de *D. mazzai*, Hamlett (1939) concluyó que el tipo (MACN 31273) pertenecía a *D. novemcinctus* (de modo que el nombre *D. mazzai* pasaría a ser sinónimo de *D. novemcinctus*), mientras que el paratipo (MACN 13222) presentaba características distintivas suficientes para establecer una nueva especie. El autor basó su conclusión en la forma redondeada del escudo cefálico y en el patrón de escamas hexagonales en la porción central de los escudos escapular y pélvico. Wetzel y Mondolfi (1979) atribuyeron otros ejemplares previamente asignados como *D. mazzai* a *D. hybridus*, *D. septemcinctus* y *D. novemcinctus*.

Finalmente, Vizcaíno (1995) nombró a *Dasypus yepesi*, aunque no corroboró la presencia de las características consideradas distintivas por Hamlett (1939). El tamaño de *D. yepesi* fue descrito como mayor que *D. septemcinctus* y *D. hybridus* y menor que *D. novemcinctus*, mientras que sus características externas (dimensiones del cráneo,

cola y oreja, y número de bandas) serían un mosaico entre las dos primeras, pero su diferenciación fue basada en un análisis multivariado que incorporó diversos caracteres métricos del cráneo y coraza. Sin embargo, los rangos de los caracteres empleados en la diagnosis (i.e., tamaño, color de la coraza, número de bandas móviles y de osteodermos en la cuarta banda, largo de las orejas y de la cola, y fórmula dental) se superponen a aquel de otras especies, lo que puede dificultar la identificación, especialmente de ejemplares juveniles.

*Dasypus yepesi* habita una amplia variedad de altitudes en las provincias de Salta y Jujuy, en zonas de bosque xerófilo, bosque montano, selva de transición y selva montana, o sea, desde zonas secas hasta ambientes selváticos húmedos (Vizcaíno 1995, 1997; Díaz 2000; Abba y Vizcaíno 2014).

### *Cryptophractus* Fitzinger, 1856

**Especie tipo:** *Cryptophractus pilosus*.

**Especies referidas:** solamente la especie tipo.

**Distribución cronológica y geográfica:** no se conocen fósiles de este género; en la actualidad, se distribuye en las selvas montanas y subpáramo de los Andes de Perú, en los departamentos de San Martín, La Libertad, Huánuco, Junín, Amazonas y Pasco, generalmente cerca de cuerpos de agua, entre 2.800 y 3.400 msnm (Grimwood 1969; Wetzel y Mondolfi; Wetzel et al. 2007; Castro et al. 2014b; NatureServe 2014; Superina y Abba 2014) (Figura 3.27).

**Diagnosis enmendada:** difiere de *Dasypus* por la densa cobertura pilífera, que llega a ocultar la coraza; escudo cefálico estrecho y alargado, con límite anterior poco definido, borde posterior agudo y más distantemente separado de la base de las orejas,

con surco occipital en forma de “V”; LMC entre 88,0 y 110,7 mm en los adultos; mayor número de bandas móviles (nueve a once); osteodermos sin surco, con numerosos forámenes (más de 30), parte de ellos dispuestos en dos hileras en el borde posterior, con frecuentemente dos grandes forámenes en la porción anterior de los osteodermos móviles; rostro y paladar proporcionalmente más largos y estrechos (proporción rostral 0,66 en promedio); proceso condilar de la mandíbula bajo y sésil; y dientes proporcionalmente menores.

**Comentarios:** El género monotípico fue originalmente descrito a base de sus peculiares características morfológicas externas (Fitzinger 1856). Posteriormente, *Cryptophractus* fue sinonimizado a *Dasypus* (Yepes 1928; Frechkop y Yepes 1949) y definido como un subgénero, también monotípico (Talmage y Buchanan 1954). Por más de un siglo después, solamente seis especímenes se encontraban depositados en colecciones científicas (Burmeister 1862; Flower 1886, 1894) e incluso estudios más contemporáneos pudieron examinar muy pocos materiales (Wetzel y Mondolfi 1979; Wetzel 1982). Recientemente, Castro et al. (2014b) han revisado el taxon, comparándolo a las especies de *Dasypus*, y concluyeron por la revalidación de *Cryptophractus* (ver abajo).

*Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856

Figura 3.28

**Material tipo:** NMW 222, piel montada (Fitzinger 1856).

**Localidad Tipo:** zonas montañosas de Perú (restringida por Wetzel y Mondolfi 1979).

**Material revisado:** MUSM 2056, cráneo y piel, Acomayo, Huánuco, Perú; MUSM 7499, piel, Parque Nacional Río Abiseo, San Martín; MUSM 7500, cráneo, localidad indeterminada; MUSM 7501, cráneo y piel, Patáz, San Martín; MUSM 7502, cráneo y piel, Parque Nacional Río Abiseo, San Martín; MUSM 7503, cráneo y piel, Patáz, San Martín; MUSM 7504, cráneo y piel, Parque Nacional Río Abiseo, San Martín; MUSM 7505, cráneo y piel, Parque Nacional Río Abiseo, San Martín; MUSM 24214, coraza desarticulada, Oxapampa, Pasco; MUSM-ING 633, Concesión para la Conservación Alto Huayabamba, San Martín; MUSM-CT 1312, Yurac Rume, Amazonas. Fotos de NMW 222 (holotipo), piel, localidad indeterminada; IRSNB 291536, piel montada sin cola, localidad indeterminada (sugerida como Santiago, Piura, por Frechkop y Yepes 1949); LSU 21888, cráneo y piel, Cordillera Colán, Amazonas; MSB:Mamm 49990, piel, Acomayo, Huánuco. Todas las localidades mencionadas se ubican en Perú.

**Distribución cronológica y geográfica:** la misma del género por monotipia.

**Diagnosis:** la misma del género por monotipia.

**Comentarios:** con base en una piel proveniente de Perú (localidad indeterminada) adquirida de un comerciante de animales, Fitzinger (1856: 123) describió a *Cryptophractus pilosus*, diferenciándolo de los demás armadillos por la densa cobertura pilífera que oculta casi la totalidad de la coraza. En la misma contribución, el autor relata otros aspectos de la morfología externa del animal, como la presencia de once bandas móviles, la distribución de los pelos y el número de dígitos, y compara brevemente el taxón a *D. novemcinctus*. Aunque no haya podido analizar en detalle el cráneo y la dentición del espécimen, Fitzinger (1856) infiere que el nuevo género correspondería a una forma transicional entre los armadillos y los osos hormigueros, probablemente debido al hocico largo y delgado. El mismo espécimen fue citado por Pelzeln (1883).

Desconociendo el trabajo de Fitzinger, Burmeister (1862) creó a la especie *Praopus hirsutus*, igualmente definiendo la densa cobertura pilífera como principal carácter diagnóstico. Al compararla a *D. novemcinctus*, el autor destacó otras características externas, como el largo de las orejas y del hocico, así como proveyó medidas y coincidió en hallar once bandas móviles. Erróneamente, Burmeister (1862) atribuyó a Guayaquil como el origen de los dos especímenes que examinó en el Museo de Lima. Según Wetzel y Mondolfi (1979), el tipo de *Praopus hirsutus* “es probablemente una de las dos pieles montadas en exhibición, MHN (aquí referido como MUSM) 26 ó 27”. Sin embargo, actualmente, y por lo menos desde 1967, hay una única piel montada en la exhibición del MUSM (número de exhibición 27), y Wetzel y Mondolfi (1979) no aclararon porque relacionaron tal ejemplar a Burmeister (1862), considerando que dicho museo fue creado en 1918 (Castro et al. 2014b).

Luego, Fitzinger (1871) expandió la descripción de *Cryptophractus pilosus*, pero definió su distribución como Colombia, Ecuador, Chile y Perú. Flower (1886) mencionó un armadillo de origen desconocido, lo cual él supuso ser próximamente relacionado a *D. novemcinctus* y *D. kappleri*, y identificó como siendo el mismo taxón descrito por Fitzinger (1856) y Burmeister (1862). Posteriormente Flower (1894) presentó a otro espécimen, procedente de Maraynioc, centro de Perú. Gray (1865), Trouessart (1898; 1905) y Thomas (1927) adoptaron distintas combinaciones nomenclaturales (ver Wetzel et al. 2007 y Castro et al. 2014b). Yepes (1928) fue el primero en combinar el nombre específico con *Dasypus*, pero con incorrecta concordancia, como *Dasypus pilosa*, y definiendo equivocadamente su distribución como Ecuador y Perú. Lo mismo hicieron Cabrera (1958) y Mondolfi (1967), pero incluyeron además a Bolivia. Frechkop y Yepes (1949) corrigieron la combinación a *Dasypus pilosus*.

Sin embargo, la peculiar morfología externa y craneana llevó distintos autores a cuestionar sus relaciones con los demás *Dasypus*, ubicando la especie en un género o en un subgénero a parte (Fitzinger 1856; Talmage y Buchanan 1954; Wetzel y Mondolfi 1979). La única excepción encontrada en la literatura es el estudio alométrico

de cráneos de armadillos de Moeller (1968), que concluyó que *D. pilosus* y *D. septemcinctus* serían más próximos entre sí que cualquiera de las dos especies en relación a *D. novemcinctus*. Esto fue rechazado por Wetzel y Mondolfi (1979), que argumentaron que Moeller había ignorado las peculiares características morfológicas externas de *D. pilosus*, además de su cráneo claramente distinto de los demás *Dasypus*.

Finalmente, Castro et al. (2014b) basados en la revisión y estudio de un mayor número de especímenes, redescubrieron la morfología externa y craneana de la especie, y describieron por primera vez la ornamentación de sus osteodermos y la morfología de parte del postcráneo. La comparación del taxón con todas las especies de *Dasypus* confirmó la presencia de numerosos caracteres exclusivos en el escudete cefálico, cráneo, mandíbula y dientes. Además, los osteodermos muestran pronunciadas diferencias (i.e., ausencia de surco principal, mayor número de forámenes y presencia de dos grandes forámenes en la porción anterior de los elementos móviles), que consideraron justificar el posicionamiento de la especie en otro género si se adoptaran los mismos criterios utilizados en la sistemática de armadillos fósiles. A fin de testear tal propuesta taxonómica, los autores llevaron a cabo un análisis filogenético de 58 caracteres relativos a la anatomía del cráneo, mandíbula y coraza. La posición basal de la especie en relación a los demás *Dasypus* corroboró la hipótesis que se trataría de otro género. Así, Castro et al. (2014b) concluyeron por la revalidación de *Cryptophractus*, siendo, por lo tanto, *Cryptophractus pilosus* el nombre válido para la especie.

Debido a la deforestación de los bosques montanos, el status de conservación de *C. pilosus* es vulnerable (Pacheco 2002; Superina y Abba 2014). La ecología y comportamiento de la especie son totalmente desconocidos (Wetzel et al. 2007), pero la poliembrionía (conocida para el subgénero *Dasypus* (*Dasypus*); Wetzel y Mondolfi 1979), fue inferida para *C. pilosus* con base en una hembra (MUSM 7504) preñada con cuatro embriones (Castro et al. 2014b).

Con respecto a la dieta, de las numerosas adaptaciones relacionadas a insectivoría y mirmecofagia reconocidas para *D. novemcinctus* (Moeller 1968; Wetzel



y Mondolfi 1979; McBee y Baker 1982; Smith y Redford 1990; Charles et al. 2013), *C. pilosus* presenta algunas aún más desarrolladas, como es el caso del rostro más largo y estrecho, serie dental más corta, compuesta por dientes diminutos, frecuentes alvéolos dentarios cerrados en los adultos, y cóndilo mandibular más bajo y sésil. Estas características sugieren una dieta predominantemente mirmecófaga/termitófaga, aunque no existan observaciones directas que lo demuestren.

---

## Capítulo 4

### Descripción Anatómica Comparativa

---

La osteología de los Dasypodini se encuentra ordenada por elemento anatómico, primeramente tratada a nivel genérico, y luego se menciona la variación interespecífica identificada, cuando aplicable. Más que una descripción detallada, el objetivo de esta sección es recalcar las peculiaridades de cada taxón. La mayoría de las comparaciones con *Dasypus* se hacen en relación a *D. novemcinctus*, que es la especie tipo del género y la más estudiada. A fin de no multiplicar innecesariamente la cantidad de figuras, además de aquellas citadas en este capítulo, algunas de las estructuras aquí descriptas pueden ser apreciadas en figuras del Capítulo 5 (Figuras 5.1 a 5.31).

#### 4.1. Cráneo y mandíbula

Abajo se enumeran las características comunes a todos los Dasypodini en cuanto a la morfología de cráneo y mandíbula (Figura 4.1), incorporando descripciones de autores previos (Guth 1961; Patterson et al. 1989; Smith y Redford 1990; Wible 2010; Castro 2009; Castro et al. 2013a, 2014b).

El cráneo de los Dasypodini es elongado, especialmente debido a un alargamiento en la región rostral. En vista dorsal (Figura 4.1A), la región anteorbital se estrecha hasta terminar en un rostro afilado, de modo que los bordes de la región facial son marcadamente cóncavos en esa vista. Los frontales se proyectan anteriormente entre los maxilares y son fuertemente deprimidos lateralmente al nivel

de la fosa orbital, donde existen un número variable de forámenes etmoidales. Las líneas temporales pueden estar presentes, y en este caso pueden formar una cresta sagital baja.

En vista ventral (Figura 4.1B), el paladar es prácticamente plano, sin crestas. Los maxilares cuentan con una gran porción palatal, que presenta numerosos forámenes neurovasculares. Los alvéolos dentarios tienen contorno subrectangular a subcircular. Los palatinos ocupan aproximadamente un tercio del paladar y tienen una delgada exposición en la zona orbital. El contorno del borde posterior del paladar puede variar en el largo y en el ancho de la escotadura entre los palatinos, e incluso ser recta.

Los pterigoides, que se fusionan a los aliesfenoides, basiesfenoides y palatinos, forman la porción más posterior del paladar, pero no se contactan entre ellos medialmente. La fosa glenoidea es horizontal, de forma oval y prácticamente plana, delimitada posteriormente por un proceso postglenoideo (Figura 4.1C). En el aliesfenoide, el foramen oval y el foramen del canal transversal pueden ser confluyentes, mientras que el foramen redondo es confluyente con la fisura esfenorbital. El borde ventral del escamosal presenta un recorte semicircular compartido con el petroso (receso epitimánico), donde en su interior se articulan el martillo y el yunque. Dorsal a ese recorte se encuentra una depresión elongada por donde pasa el conducto auditivo externo cartilaginoso, que se proyecta desde el pabellón auricular. El anillo timpánico (ectotimpánico) se une al cráneo por ligamentos y frecuentemente se pierde en el proceso de preparación. Lo mismo suele pasar con el entotimpánico, elemento pobremente osificado en estos armadillos. La presencia de una pared cartilaginosa en la región auditiva, como ocurre en *Dasyus*, es rara en euterios adultos y puede corresponder a una plesiomorfía o a una derivación secundaria (Novacek 1977). El *promontorium* del petroso es globoso y bordeado latero-medialmente por el proceso paraoccipital.

En vista lateral (Figura 4.1C), el perfil dorsal del rostro puede variar de aproximadamente recto a sigmoideo. El canal infraorbitario se extiende por la porción

postero-ventral del maxilar y tiene un largo variable. El lagrimal tiene forma triangular y presenta uno o dos forámenes lagrimales, además de exhibir un pequeño proceso orbital, ligeramente cóncavo. El yugal conecta anteriormente las apófisis cigomáticas del maxilar y lagrimal a la apófisis cigomática del escamosal, posteriormente, formando un arco cigomático delgado. Además, presenta un largo surco en la superficie lateral que se continúa sobre el maxilar, donde se insertan el músculo masetero y músculos faciales. La apófisis cigomática del escamosal se inclina en su porción posterior y forma un surco profundo, donde se origina parcialmente el músculo temporal. En la parte ventral de la región orbital, el etmoides está expuesto, una característica particular de los Dasypodini y de *Stegotherium*. La región temporal está separada de la región orbital por una cresta (cresta muscular orbital) que se prolonga sobre las suturas entre el frontal, el escamosal y el aliesfenoide.

La región posterior se termina por un plano vertical, perpendicular al plano sagital, constituido por los exoccipitales y supraoccipital, el cual lleva un reborde dorso-lateral para la inserción del músculo grande complexus en cada lado de la cresta occipital (Figura 4.1D). La exposición mastoidea del petroso, entre el escamosal y el exoccipital, es mínima.

Las ramas mandibulares (Figuras 4.1E y F, 5.3 a 5.5) son delgadas y se unen en una sínfisis ligamentosa débil. Presentan el margen alveolar más ancho que el borde ventral, el cual es ligeramente arqueado en vista lateral. La rama mandibular se encuentra en ángulo obtuso en relación al cuerpo mandibular. El proceso coronoides es largo y agudo, extendiéndose por arriba del proceso condilar. Este último puede ser sésil o separado por un cuello y se ensancha hacia la superficie articular, que es plana y tiene su largo y ancho equivalentes. Ambos procesos están separados por una incisura baja. El proceso angular es reducido.

#### 4.1.1. Cráneo de *Anadasypus*

El único material de *Anadasypus* que preserva el cráneo es un espécimen de *A. hondanus* (IGM 183862), el cual está deformado dorso-ventralmente en diagonal (Figura 4.2). Presenta tamaño equivalente al de adultos de *D. novemcinctus*, pero la porción basicraneana es proporcionalmente más larga. Se infiere que corresponde a un individuo adulto, dado que la mayoría de los elementos óseos se encuentran fusionados. Tal condición, sumada a la superficie craquelada del fósil, dificulta la delimitación de los huesos; sin embargo, con base en las estructuras circundantes (procesos, forámenes, etc.), se puede identificar los límites suturales y comparar con los elementos correspondientes de los demás géneros.

Externamente, el espécimen preserva, al menos parcialmente, los siguientes elementos: maxilar derecho, lagrimales, frontales, parietales, palatinos, pterigoides, aliesfenoides, etmoides, orbitoesfenoides, escamosales, supraoccipital, basiesfenoides, basioccipital, exoccipitales y petrosos. Aparentemente los maxilares se han desprendido en ambos lados, juntamente con los premaxilares, nasales y yugales. Sin embargo, parte del maxilar derecho está preservado como un fragmento aparte, portando dos molariformes subcirculares.

En vista lateral se nota que la cresta sagital entre los parietales es más prominente que en *Dasypus*. El foramen oval y el foramen del canal transversal se encuentran bien separados en el lado derecho, mientras que son confluyentes en el lado izquierdo, una variación también observada en *Dasypus*. Debido a la fragmentación del material, no se pudo corroborar la presencia de las crestas maxilar y lagrimal.

En vista ventral, el elemento presente en la parte palatal más anterior correspondería a un turbinal (nasal o maxilar). El borde posterior del paladar tiene forma de campana, estrecho como en *D. hybridus*, pero aún más elongado. El proceso postglenoideo, localizado en el extremo postero-lateral de la fosa glenoidea, es robusto. En relación a *Dasypus* (excepto *D. bellus*), el proceso entoglenoideo, ubicado sobre la sutura aliesfenoide-escamosal, corresponde a una cresta más aguda.

Basiesfenoides y basioccipital se encuentran fusionados, así como supraoccipital y exoccipitales. Ectotimpánicos, huesillos del oído medio o posibles osificaciones del entotimpánico no fueron preservados.

Sin embargo, los petrosos están preservados en ambos lados. Éstos fueron comparados con los de *D. hybridus* (AAC 7 y 12) y *D. novemcinctus* (MLP 2-X-02-1), que además cuenta con descripciones previas de la región auditiva (Guth 1961; Patterson et al. 1989; Wible 2010). En *A. hondanus*, el *promontorium* del petroso contacta al eje central del basicráneo justamente al nivel de la sutura basiesfenoides-basioccipital; eso separaría la fenestra piriforme y el foramen carotideo anteriormente y los forámenes yugal y basicoclear (cuyos contornos son claramente observados) posteriormente. Tal condición difiere de la observada en *D. novemcinctus*, ya que raramente el petroso toca el basioccipital, separando así el foramen más posterior (i.e., foramen yugular; Wible 2010); lo mismo se ha observado en *D. hybridus* (AAC 12). El meato acústico externo es poco marcado. El surco facial es abierto, así como en *D. hybridus* (AAC 12), mientras que en *D. novemcinctus* varía de esta condición a totalmente cerrado (Wible 2010). En cuanto a la exposición lateral del petroso, *A. hondanus* exhibe un surco occipital poco profundo en ambos lados. En individuos adultos de *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus* y *D. hybridus*, tal surco se transforma en el canal occipital, con raras excepciones (ver abajo). No se conocen las mandíbulas de *A. hondanus*.

#### 4.1.2. Cráneo y mandíbula de *Propaopus*

Hay un solo espécimen de *Propaopus sulcatus* (MACN 17989) que conserva un cráneo parcial, sin los nasales, premaxilares, parte de los maxilares y ectotimpánicos (Figura 4.3). Gran parte de los forámenes craneanos, así como la región auditiva, está recubierta por sedimentos, impidiendo su observación en detalle. En relación a los elementos postcraneanos del mismo espécimen, en los cuales las epífisis no están fusionadas con las diáfisis, el cráneo muestra un grado más avanzado de fusión entre los huesos.

El cráneo de *Propraopus* es más alto que el de *Dasypus* y *Anadasypus*, y los arcos cigomáticos son más arqueados lateralmente, formando una fosa temporal más ancha. Además, los cóndilos occipitales son más amplios y convexos que en estos géneros. El foramen lagrimal ocupa una posición más posterior que en *Dasypus* y no está acompañado por un surco posterior. El canal infraorbitario es considerablemente más corto.

En vista ventral, el material exhibe ocho alvéolos palatales subcirculares, que aumentan del primero al séptimo, seguido por el octavo, que es menor. El borde anterior de los palatinos forma un arco convexo, condición variable en *Dasypus*. El pterigoides está parcialmente preservado solamente en el lado izquierdo. Aparentemente, el borde posterior de paladar tendría forma de campana profunda y ancha, como en *D. punctatus*. La fosa glenoidea es oval y plana, limitada posteriormente por una apófisis postglenoidea particularmente más robusta que en los otros géneros.

El espécimen preserva parcialmente las dos hemimandíbulas, con al menos siete alvéolos dentarios (observados en el lado derecho). Las diferencias en relación a *D. novemcinctus* son que el proceso coronoides es más corto y robusto, el proceso condilar es sésil y el proceso angular es menos marcado.

#### 4.1.3. Cráneo y mandíbula de *Dasypus*

Abajo se detalla la morfología cráneo-mandibular de cada especie de *Dasypus*, ordenadas según su distribución cronológica.

***Dasypus bellus*:** cuatro especímenes procedentes de distintas localidades de Florida, EE.UU., preservan elementos craneanos que pueden ser atribuidos a esta especie. Entre los más antiguos, FLMNH 201289 (Inglis 2A, Citrus County, Blanquense) está deformado lateralmente, especialmente en el paladar, y carece solamente de el extremo anterior del cráneo, arcos cigomáticos y porción orbital izquierda (Figuras 4.4 y 5.12). El ejemplar FLMNH 224700 (Haile 7G, Alachua

County, Blanquense) corresponde solamente a un fragmento de los parietales y exhibe una delicada cresta sagital. El tercer espécimen (FLMNH 126325; Haile 16A, Alachua County, Irvingtoniense) es un supraoccipital de un individuo joven y presenta morfología compatible a la presente en los materiales más completos. El último ejemplar (FLMNH 2910; Reddick 1B, Marion County, Florida, Rancholabrense), a su vez, preserva la porción posterior del cráneo, a partir de los frontales dorsalmente y del basiesfenoides ventralmente, además de otro fragmento con parte del maxilar y lagrimal derechos.

En el espécimen más completo (FLMNH 201289; Figura 4.4) se puede observar la presencia de siete alvéolos superiores, siendo el último seguido posteriormente por una proyección de forma triangular. Un surco profundo recorre el lagrimal antero-posteriormente, característica únicamente observada en tal ejemplar (que es el único de su especie que conserva esta porción del cráneo) entre los Dasypodini analizados. Las líneas temporales se aproximan medialmente, pero no forman una cresta sagital. A pesar de la deformación y fragmentación, se puede identificar en el paladar los límites suturales entre maxilares, palatinos y pterigoides. Los últimos son alargados y formarían parte de la apertura nasal interna, difiriendo, sin lugar a dudas, de la morfología presentada por *D. kappleri*; lo mismo puede ser corroborado en FLMNH 2910, a pesar de su fragmentación. Tal condición contradice la proposición de Rincón et al. (2008), quienes sugieren que el borde posterior del paladar de *D. bellus* tendría la misma morfología que el de *D. kappleri*. El foramen anterior del canal infraorbitario se ubica posteriormente al séptimo alvéolo, en posición equivalente a la de *D. novemcinctus*. El foramen oval y el foramen del canal transversal están separados. El proceso entoglenoide tiene la forma de una cresta aguda, característica única entre las especies de *Dasypus*. En la región auditiva, se observan ambos petrosos recubiertos por sedimento, el izquierdo tiene el *promontorium* roto. Sin embargo, otro espécimen (FLMNH 224700) preserva el petroso derecho aislado, siendo éste similar al de *D. novemcinctus*, excepto por la mayor tamaño relativo de la fenestra vestibular. Lateralmente, el canal occipital se



extiende en sentido dorsal y está limitado anteriormente por el escamosal. La distribución de los forámenes suprameatal y postglenoideo varía en ambos lados del material, conservando solamente el primero en el lado derecho y ambos en el lado izquierdo. En vista posterior, las crestas en el supraoccipital son menos pronunciadas que en *D. novemcinctus*, lo que también puede ser apreciado en el otro espécimen que lo preserva (FLMNH 126325). En ambos, una profunda fosa está presente en cada lado de la porción más dorsal del supraoccipital.

Diversos especímenes atribuidos a *D. bellus* incluyen mandíbulas parciales (AMNH Fla 1210, 70-1167, 70-1168, 75-1337; FLMNH 16698, 135630, 224001, 224700), pero ninguno de ellos conserva integralmente la rama mandibular. Los más completos revelan la presencia de ocho alvéolos dentarios, de forma subcircular. El proceso angular es reducido, mientras que el proceso condilar es bajo, separado de la rama por un cuello más corto que en *D. novemcinctus* (Figura 4.4). Las demás características son similares a los otros Dasypodini: cuerpo bajo y delgado, ángulo obtuso entre el cuerpo y la rama mandibular, y región de la sínfisis indicando una articulación débil entre las hemimandíbulas. La presencia de una capa translúcida y vítrea en la porción apical de algunos dientes sugiere la presencia de esmalte, aunque estudios histológicos son necesarios para definirlo con certeza.

***Dasypus punctatus*:** un solo espécimen (MN 552-V), procedente de Sorocaba, São Paulo, Brasil (Pleistoceno tardío–Holoceno temprano), cuenta con cráneo y mandíbula preservados (Castro 2009; Castro et al. 2013a) (Figura 4.5). El cráneo está roto al nivel de la sutura fronto-parietal y la mandíbula izquierda está adherida al cráneo por medio de sedimentos. La porción más anterior del cráneo está preservada como un molde interno. Roturas en la superficie externa permiten la observación de los turbinales etmoidales en el lado derecho y de senos frontales en vista dorsal. El material muestra un recambio dentario parcial que, sumado a las epífisis del postcráneo parcialmente fusionadas, indican una edad ósea equivalente a un subadulto.

El premaxilar está representado por un proceso puntiagudo que contacta el maxilar, el cual es proporcionalmente más grande que el de *D. novemcinctus*. Cuenta con ocho alvéolos dentarios superiores subcirculares. En vista dorsal, la presencia de un proceso maxilar que se extiende sobre el frontal es una peculiaridad de esa especie. El lagrimal es más grande que el de los demás taxones. La cresta lagrimal, continua con la cresta maxilar, es más tenue y ocupa una posición más dorsal que en *D. novemcinctus*. El foramen lagrimal está acompañado por un surco posterior. El yugal izquierdo está desarticulado y unido por sedimentos al lateral del cráneo; se observa que es más alto en su mitad anterior y se afina posteriormente. Los palatinos son proporcionalmente más largos que en los demás taxones analizados. El borde posterior del paladar tiene forma de campana, profunda y ancha como en *P. sulcatus*, y los palatinos son lateralmente aquillados. No se pudo corroborar la presencia de un proceso postglenoideo debido a la fragmentación. Los frontales presentan una extensa proyección antero-medial en este espécimen. La ausencia del techo del cráneo expone la superficie interna del basioccipital y del basiesfenoides, con su bien preservada *sella turcica*.

La mandíbula (Figura 4.5) carece de la porción anterior del cuerpo y tiene lo que se presume que sean los molariformes quinto a octavo. Un foramen mandibular alargado está presente en la cara lateral, posterior a la serie dentaria. El proceso coronoides está roto en su extremidad, mientras que el proceso condilar se ensancha hasta formar la superficie articular, que es rectangular y plana. El proceso angular es redondeado, como en *D. kappleri*, *D. septemcinctus* y *P. sulcatus* (a pesar de ser reducido en este último), mientras que es anguloso en *D. hybridus* y *D. novemcinctus*. Las superficies rotas revelan el canal mandibular y los septos interalveolares entre los dientes definitivos incluidos en la mandíbula. En relación a *D. novemcinctus*, el dentario es más robusto y tiene un proceso coronoides más ancho.

***Dasybus novemcinctus*:** el cráneo de esta especie ha sido el más estudiado del grupo (e.g., Guth 1961; Patterson et al. 1989; Smith y Redford 1990; Stangl 1995;

Wible 2010). Su rostro (índice rostral promedio de 0,6) es proporcionalmente más alargado que aquel de las especies de menor talla (i.e., *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*), pero menos elongado que aquel de *D. kappleri* y de *C. pilosus* (Figuras 4.1 y 5.6) La observación de ejemplares de distintas edades de esta y de las demás especies actuales indica que a medida que los individuos crecen, la proporción del rostro aumenta en relación al resto del cráneo. Los premaxilares y maxilares son suavemente cóncavos sagitalmente. El número de alvéolos superiores es generalmente ocho, variando entre siete y nueve (Figura 5.1). Los palatinos tienen el borde anterior convexo, mientras que los bordes laterales son redondeados; una cresta puede estar presente en la mitad posterior de la sutura entre esos huesos. El borde posterior del paladar está conformado por los palatinos medialmente y por los pterigoides lateralmente, formando una escotadura corta y ancha, con la forma de una “U” o de una “V” (Figura 5.14); pocos ejemplares observados (AMNH 42914, 136252 y 172715) presentan una morfología excepcional con los pterigoides unidos medialmente. La fosa glenoidea es aproximadamente oval y plana, limitada posteriormente por un proceso postglenoideo en forma de dígito.

La región auditiva de adultos de *D. novemcinctus* fue previamente descrita por Guth (1961), Patterson et al. (1989) y Wible (2010). Fueron observados varios especímenes con el entotimpánico parcialmente osificado, o sea, representado por diversos puntos de osificación aislados, tal como fue figurado por Wible (2010). El contacto entre el petroso y el escamosal varía desde un surco poco profundo (surco occipital) en los individuos más jóvenes, a un canal occipital con distintos grados de cierre en los adultos, lo que fue también observado en *D. kappleri* y *C. pilosus*. Sin embargo, Wible (2010) observó que raramente los individuos adultos de *D. novemcinctus* retienen el surco occipital, pero en los casos en que eso ocurre, el surco se hace más profundo y se extiende también sobre el escamosal.

En la mandíbula de *D. novemcinctus* (Figuras 4.1 y 5.2) hay generalmente ocho molariformes, variando entre siete y nueve. El proceso angular es anguloso. Las demás características siguen la descripción general de la tribu.

***Dasyopus septemcinctus*:** esta especie cuenta con la parte posterior del cráneo más globosa (i.e., los parietales y la mitad posterior de los frontales forman un contorno aproximadamente semicircular en vista lateral), mientras que el perfil dorsal de la porción anterior del cráneo es aproximadamente recto en vista lateral en los individuos adultos (Figuras 4.6 y 5.15), aunque sea sigmoideo en los juveniles. Al igual que las otras especies de talla pequeña, presenta un rostro proporcionalmente corto (índice rostral promedio de 0,56; Figura 5.6). El canal infraorbitario es más largo que el lagrimal, que forma parte de la base anterior del arco cigomático. Los dientes superiores pueden variar entre seis y ocho (Figura 5.1). El borde posterior del paladar generalmente presenta una escotadura profunda (aunque raramente es poco profunda) y estrecha. Algunos especímenes (e.g., MNRJ 59478) presentan sobre el *promontorium* del petroso una osificación pequeña e irregular que corresponde al entotimpánico (Figura 5.17). El foramen estilomastoideo puede estar totalmente cerrado o formar un surco en forma de “U”. La mayoría de los individuos presenta foramen oval y foramen del canal transversal separados.

La mandíbula (Figura 4.6) presenta cóndilo mandibular sésil, característica también observada solamente en *C. pilosus* entre los Dasypodini. Los dientes inferiores varían entre seis y ocho.

***Dasyopus hybridus*:** presenta un rostro proporcionalmente corto (índice rostral promedio de 0,56), al igual que las otras especies de talla pequeña, de perfil dorsal recto en adultos en vista lateral (Figura 4.7). Cuenta con seis a ocho alvéolos superiores y una delicada cresta en la mitad posterior de los palatinos. El borde posterior del paladar tiene una escotadura profunda y estrecha. Algunos especímenes (e.g., AAC 12 y AMNH 205693) exhiben el entotimpánico osificado (Figura 5.11), eventualmente más desarrollado que lo figurado para *D. novemcinctus* (Wible 2010), mientras que en la mayoría de los ejemplares analizados tal estructura está conformada solamente por tejido blando. Los cuatro forámenes que circundan al

*promontorium* del petroso son confluyentes, o sea, no hay contacto entre éste y el basicráneo (Figura 5.11 y 5.13). El foramen oval y el foramen del canal transversal están frecuentemente separados. Un ejemplar (AAC 7) presenta un tabique dividiendo la fisura esfenorbital al medio. El foramen estilomastoideo generalmente no está completo, formando un canal en forma de “U” (Figura 5.13).

En la mandíbula (Figura 4.7), el proceso angular puede ser anguloso o redondeado, y el cuello que separa el proceso condilar tiene un largo variable. Los dientes inferiores varían entre siete y ocho (Figura 5.2).

***Dasybus kappleri*:** la morfología craneana de esta especie ha sido previamente descrita (Krauss 1862; Lönnberg 1928; Wible y Gaudin 2004), probablemente debido a que difiere de la demás especies del género por su gran talla y peculiar conformación del paladar óseo (Figuras 4.8, 5.8 y 5.14), lo que llevó a otros autores a considerarlo un subgénero aparte. En los adultos, los palatinos tienen la superficie palatal ligeramente cóncava y limitada en cada lado por una cresta aquillada, más sobresaliente en su mitad posterior. La sutura entre los maxilares y los palatinos es transversalmente recta, así como el borde posterior de los palatinos, confiriendo un aspecto rectangular a esta zona del paladar. Raras excepciones en cuanto a la forma del borde posterior del paladar incluyen desde una suave escotadura sagital (e.g., MNRJ 26931), a un caso anómalo en que esta estructura tiene forma de campana profunda y ancha (MNRJ 20581). Los laterales de las coanas internas son verticales y los pterigoides se fusionan tempranamente a su extremo posterior, siendo considerablemente neumatizados en la mayoría de los adultos. Los pterigoides solamente pueden ser delimitados en individuos jóvenes (e.g., AMNH 76573) y corresponden a una delgada lámina inclinada. La observación de ejemplares de distintas edades indica que los bordes laterales del paladar se hacen más marcadamente aquillados a lo largo del desarrollo ontogenético, así como su extremo postero-lateral se torna más inflado. La morfología palatal descrita es únicamente

encontrada en *D. kappleri*, a pesar de que Rincón et al. (2008) sugirieron que estaría también presente en *D. bellus*.

En vista lateral (Figuras 4.8 y 5.9) se nota que el lacrimal tiene el borde anterior más agudo que en las demás especies del género. En relación a *D. novemcinctus*, el arco cigomático es más curvado en sentido ventral, encubriendo al borde posterior del paladar en vista lateral. El yugal es más alto en su mitad anterior y decrece posteriormente. El rostro es más largo (índice rostral promedio de 0,64) que en los demás *Dasypus*, siendo solo proporcionalmente más corto que el de *C. pilosus*. Las suturas entre los frontales y entre los parietales ya están fusionadas en los juveniles (e.g., AMNH 64118), lo que no se observa en las otras especies de *Dasypus*. Los dientes superiores varían de siete a ocho, aunque excepcionalmente un diente reducido pueda estar presente anteriormente. Generalmente el foramen oval y el foramen del canal transversal están separados, aunque ubicados en una misma fosa. Un espécimen (AMNH 13625) excepcionalmente presenta tres forámenes en tal fosa. Otro adulto (AMNH 136253) presenta dos forámenes en el basiesfenoides, cerca de la sutura con el basioccipital, probablemente debido a una malformación. Los forámenes que rodean al *promontorium* del petroso son confluyentes entre ellos o puede haber un punto en que éste se aproxima al basioccipital, aparentemente aislando al foramen más posterior (foramen yugular). El foramen estilomastoideo puede presentarse cerrado o como un surco en forma de “U”. Algunos adultos de *D. kappleri* (e.g., AMNH 267011) retienen el surco occipital entre el petroso y el escamosal, que se hace profundo y se extiende sobre éste; por otro lado, un individuo joven (AMNH 76574) presenta un canal occipital cerrado, demostrando la variabilidad existente en ese carácter. Los procesos del supraoccipital están fuertemente proyectados en vista dorsal, lo que confiere un aspecto recurvado al límite posterior del cráneo en vista lateral. Siete a nueve dientes están presentes en las mandíbulas, las cuales exhiben la morfología típica del género (Figura 4.8).

***Dasypus sabanicola*:** la breve descripción que sigue está basada solamente en un ejemplar analizado directamente (MLP 22-II-00-6), fotos del material tipo (MEBRG 965; Figura 4.9) y en descripciones previas de la especie (Mondolfi 1967; Wetzel y Mondolfi 1979). El cráneo es globoso, aunque presente cierta variación en el ancho de la región frontal y caja craneana, siendo de perfil más convexo en algunos ejemplares (Mondolfi 1967). El rostro es corto (Figura 5.6), comparable a las demás especies de pequeño porte (índice rostral de 0,56). Los dientes superiores varían entre seis y ocho, y puede haber una delicada cresta entre los palatinos. El borde posterior del paladar tiene una morfología variable, presentando desde una escotadura poco profunda y ancha con los pterigoides unidos medialmente (MEBRG 965) a una escotadura profunda, en forma de campana estrecha, (MLP 22-II-00-6). Igualmente, el primer ejemplar no posee líneas temporales, mientras que el último presenta dos líneas cortas, restringidas el tercio posterior de los parietales. La mandíbula presenta la morfología típica del género, con un desarrollo variable del cuello, y puede presentar de seis a ocho alvéolos dentales (Figura 4.9). Aunque la especie cuente con pocos materiales depositados en colecciones científicas, el análisis de más ejemplares es esencial para caracterizar de manera más adecuada su morfología y espectro de variación.

***Dasypus yepesi*:** Como las otras especies de talla pequeña, *D. yepesi* tiene un rostro corto (índice rostral promedio de 0,55; Figura 4.10). Los frontales son abombados anteriormente a la constricción interorbitaria, lo que contribuye para el perfil dorsal sigmoideo del cráneo en vista lateral. El yugal se estrecha en la mitad posterior. Solo uno de los especímenes (MLP 30-III-90-2) presenta una baja cresta sagital. Los dientes superiores varían entre siete y ocho, y una delicada cresta está presente sagitalmente en la mitad posterior de los palatinos. El borde posterior del paladar exhibe una escotadura poco profunda y ancha, sin contacto entre los pterigoides, y los bordes laterales de los palatinos son aquillados. No fueron observadas osificaciones correspondientes al entotimpánico. Las mandíbulas

analizadas cuentan con ocho dientes inferiores. Además, el proceso angular es anguloso, mientras que el proceso condilar está separado de la rama mandibular por un cuello corto.

Así, se observa que *Dasypus* sigue la descripción general presentada en el ítem 4.1. El cráneo es elongado y posee una cresta sagital baja. El foramen oval y el foramen del canal transversal pueden ser confluyentes o estar separados. La escotadura del borde posterior del paladar tiene una morfología variable, y una cresta puede estar presente en la mitad posterior de la sutura interpalatina. La fosa glenoidea es plana y oval, y los alvéolos superiores, al igual que los inferiores, suman entre seis y nueve. La presencia y la forma de las líneas temporales también es variable. La mandíbula presenta un cuerpo bajo y delgado. El proceso coronoides es largo y agudo, mientras que el proceso condilar es bajo, sésil o separado por un cuello de desarrollo variable, y el proceso angular puede ser agudo o redondeado.

#### 4.1.4. Cráneo y mandíbula de *Cryptophractus*

El cráneo de *C. pilosus* es notable por presentar el rostro más angosto y largo de todos los armadillos (Figuras 4.11, 5.6 y 5.14), lo que está reflejado por su elevado índice rostral (0,66 en promedio para los adultos analizados por Castro et al. 2014b). Su talla es solamente inferior a la de *D. kappleri* y de los más grandes especímenes de *D. novemcinctus*. En vista dorsal, el extremo anterior se ensancha ligeramente. Una cresta sagital delicada fue observada en la mayoría de los especímenes analizados por Castro et al. (2014b), una característica que es muy marcada en *A. hondanus* y poco frecuente en *Dasypus*. Anteriormente a la constricción interorbitaria, los frontales se curvan levemente y su proceso anterior hacia los nasales es más alargado que en *Dasypus*. El foramen oval y el foramen del canal transversal están separados.

En vista ventral, los maxilares, y ocasionalmente los premaxilares, son cóncavos a lo largo de la línea sagital. El paladar corresponde aproximadamente al 70% del largo del cráneo, incluso en los juveniles. En relación a *D. novemcinctus*, el



aumento del largo del paladar se da por la extensión de los maxilares y premaxilares, mientras que los palatinos mantienen proporcionalmente el mismo largo. Siete u ocho alvéolos dentales están presentes en cada maxilar (Figura 5.1). Los palatinos son planos, con el borde anterior formando dos arcos convexos, y tienen márgenes laterales redondeados a aquillados. El borde posterior del paladar, formado por palatinos y pterigoides, tiene un contorno que varía de una “V” (Figura 5.14), elongada y angosta, a la forma de una campana. El borde libre de los pterigoides se proyecta ventralmente, delimitando un triángulo en vista lateral. La fosa glenoidea es oval y plana, limitada posteriormente por un proceso postglenoideo. El proceso entoglenoide tiene la forma de una cresta aguda.

En vista lateral, el perfil dorsal del rostro es aproximadamente recto, tal como en *D. hybridus*, *D. septemcinctus* y *D. bellus*, mientras que el contorno es marcadamente sigmoideo en las demás especies de *Dasypus*. El arco cigomático es más delgado dorso-ventralmente que en *D. novemcinctus* y la cresta de inserción del masetero es más débil. El lagrimal es proporcionalmente menor y puede presentar, excepcionalmente, dos forámenes lagrimales. El contacto entre el petroso y el escamosal varía de un surco poco profundo en los individuos más jóvenes a un canal occipital con distintos grados de cierre en los adultos, como ha sido descrito para *D. novemcinctus* (Wible 2010). De los cinco especímenes que preservan ectotimpánicos y huesillos del oído medio observados por Castro et al. (2014b), cuatro exhiben el entotimpánico osificado recubriendo parcialmente el *promontorium* del petroso, extendiéndose medialmente al ectotimpánico desde su parte posterior, hasta la sutura aliesfenoides-pterigoides (en el espécimen juvenil, hay una interrupción en el centro de la osificación). La presencia de un entotimpánico con tal grado de osificación es exclusiva a este taxón entre los Dasypodini (Figura 5.17). En *D. novemcinctus* y *D. septemcinctus*, el entotimpánico es pobremente desarrollado, compuesto por pequeñas osificaciones aisladas (Patterson et al. 1989; Wible 2010; Castro et al. 2014b); la definición de este carácter en las demás especies actuales de *Dasypus* requiere estudios adicionales.

La mandíbula de *C. pilosus* (Figuras 4.11 y 5.2) tiene la rama mandibular más recta y de menor altura que la de los otros géneros. El número de dientes varía de siete a nueve. Además, el proceso angular es romo y el proceso condilar es bajo y sésil, mientras que éste tiene un cuello de desarrollo variable en *Dasypus*, excepto en *D. septemcinctus*.

#### 4.2. Dentición

Aunque se desconozca la dentición de *Anadasypus* (excepto por un fragmento de maxilar con dos molariformes parciales asociado a *A. hondanus*) y de *Pliodasypus*, se presume por la observación de los demás géneros que las características generales acá mencionadas serían compartidas por todos los Dasypodini.

Así como la mayoría de los Xenarthra, los Dasypodini no presentan dientes en la parte anterior de las arcadas (atelodoncia), los dientes son de raíz abierta y crecimiento continuo (euhipsodoncia) y de morfología similar entre ellos (homodoncia), razón por la cual son referidos como molariformes (Figura 4.12).

Estudios previos abordaron distintos aspectos de la dentición de *Dasypus* (Tomes 1874; Spurgin 1904; Martin 1916; Stangl et al. 1995; Castro 2009, 2010; Castro et al. 2010, 2011b; Ciancio et al. 2010, 2012). La presencia de dos generaciones dentarias funcionales (difiodoncia) es solamente conocida para este género entre los Xenarthra (Figura 4.12). Además, la presencia de esmalte también es una excepción en el grupo, solamente observada en *Dasypus*, *Utaetus* (Eoceno Medio de Patagonia, Argentina; Simpson 1932) y en un ejemplar de *Astegotherium* (Eoceno Medio de Patagonia, Argentina; Ciancio et al. 2014).

En *Dasypus*, la presencia de esmalte fue inicialmente reconocida en embriones de *D. novemcinctus* (Martin 1916). En el transcurso de esta tesis, se expandió el estudio de la microestructura del esmalte a adultos y subadultos de *D. novemcinctus* y de *D. hybridus* (Ciancio et al. 2010), a *D. sabanicola* y a *D. punctatus* (Castro et al. 2014c). La porción apical de molariformes de cada especie fue pulida a lo largo del

plano transversal y longitudinal, tratadas brevemente con ácido clorhídrico y analizadas bajo microscopio electrónico de barrido (Figura 4.12). En molariformes deciduos sin desgaste funcional se observa macroscópicamente una capa translúcida apical. Con aumento, el esmalte se muestra como un depósito amorfo en el cual se distinguen únicamente líneas de crecimiento, y fue interpretado como un esmalte vestigial. En dientes totalmente formados previos a la erupción, una capa de esmalte fue detectada alrededor de todo el diente, con espesor que varía entre 20 y 36  $\mu\text{m}$ , con túbulos de esmalte y líneas de crecimiento paralelas a la superficie externa del diente. En *D. hybridus*, *D. sabanicola* y *D. punctatus* no se observan prismas; en *D. novemcinctus*, el esmalte presenta pocos prismas y dispersos, con 3 a 4  $\mu\text{m}$  de diámetro, paralelos entre sí, con vaina abierta o cerrada. La delgada capa de esmalte en los dientes deciduos y definitivos es prontamente perdida por desgaste. Considerando la estructura del esmalte en el astegoterino mencionado (radial, con prismas pequeños y abundante matriz interprismática; Ciancio et al. 2014), se puede inferir que la estructura ancestral de ese tejido en Xenarthra era más compleja, similar a otros placentarios, y habría sufrido una pérdida progresiva en este linaje. La retención de una capa de esmalte relativamente más delgada en *Dasypus*, sumada al hecho de que es el único xenartro viviente que retiene dos generaciones dentarias, estaría de acuerdo con su posición basal en la filogenia de los cingulados. Así, tanto la difiodoncia como la presencia de esmalte son interpretadas como la condición ancestral de los Xenarthra (Ciancio et al. 2010; Castro et al. 2014c).

Como fue mencionado previamente, generalmente ocho dientes están presentes en cada maxilar y rama mandibular, aunque este número pueda variar de seis a nueve (Figura 4.12). Los dientes son pequeños en comparación al observado en los demás armadillos. La extensión de la serie dentaria en relación al largo del maxilar es variable. El tamaño de los dientes va aumentando en sentido antero-posterior, excepto por el último, que es el menor. Los dos dientes más anteriores son comprimidos latero-medialmente, mientras que los demás son prismáticos, de sección

transversal subrectangular, o subcircular en el caso del más posterior (excepto en *C. pilosus*, en que todos los dientes tienen sección transversal circular).

Los dientes superiores ocluyen entre los inferiores (oclusión alternada), produciendo un doble bisel antero-posterior en la superficie oclusal de los dientes desgastados. Cuando recién erupcionados, los dientes deciduos y los definitivos son cónicos y presentan generalmente dos cúspides verdaderas, siendo una labial y una lingual (Figura 4.12C), las cuales son ulteriormente desgastadas. La secuencia de erupción es variable (ver Martin 1916; Ciancio et al. 2012). Raramente se observan dos dientes fusionados en el mismo locus.

La existencia de difiodoncia en *Dasypus* ayuda la interpretación de las posibles homologías dentales. Solamente el diente más posterior (que es menor, de contorno circular y erupciona después de los demás del cuadrante) no tiene precedente deciduo, lo que lleva a creer que represente una pieza homóloga de un molar. Debido a que todos están ubicados en los maxilares, los demás dientes serían premolares aumentados en número (Stangl et al. 1995; Ciancio et al. 2012). Esta propuesta concuerda con la de Martin (1916), que analizó una gran serie de embriones y neonatos de *D. novemcinctus*; con base en su desarrollo, forma, posición, recambio y presencia de diastema, propuso que su fórmula dentaria mandibular sería  $i5-6\ c1\ p7\ m1$ , aunque parte de esos gérmenes dentales nunca sufran erupción. Eventualmente un minúsculo diente está presente anteriormente en una o ambas quijadas de los individuos juveniles; este elemento, que es prontamente perdido, podría ser homólogo a un canino (Ciancio et al. 2012).

En cuanto a la edad en que ocurre el recambio dentario, Stangl et al. (1995) clasificaron los adultos jóvenes de *D. novemcinctus* con base en la combinación de las siguientes características: sutura basioccipital-basiesfenoides cerrada, sutura basiesfenoides-preesfenoide abierta y erupción de la dentición permanente completa. A su vez, los adultos viejos tendrían ambas suturas basicraneanas cerradas, mientras que los subadultos tendrían ambas abiertas. Sin embargo, Ciancio et al. (2012) argumentaron que esos criterios exhiben gran variación en *D. novemcinctus* y en *D.*

*hybridus*, al igual que la secuencia de cierre de las suturas postcraneanas, y no se correlacionan bien con el recambio dentario. Tomando el largo de la mandíbula como *proxy* de la edad, la comparación de esa medida con el recambio dentario reveló que la mayoría de los individuos alcanza la edad adulta con ninguno o pocos dientes definitivos erupcionados. En otras palabras, el crecimiento craneano ocurre principalmente antes de la erupción de todos los dientes permanentes (Ciancio et al. 2012). Tal condición difiere de la mayoría de los mamíferos, en que la dentición definitiva generalmente está totalmente erupcionada en, o cerca de, la llegada a la madurez sexual y al tamaño corporal adulto.

En ese sentido, el recambio dentario tardío ha sido propuesto como una potencial sinapomorfía de los Atlantogenata (i.e., Xenarthra y Afrotheria; Asher et al. 2009; Ciancio et al. 2012). Un ejemplo de recambio tardío en relación a la madurez sexual también puede ser observado en los fósiles: un ejemplar de *D. bellus* (FLMNH 2478) corresponde a una hembra preñada (inferido por la presencia de huesos de embriones en la parte interna de la coraza) que exhibe recambio dental incompleto, contando tanto con dientes deciduos como definitivos.

En cuanto a variaciones entre los distintos taxones de Dasypodini, se nota que la extensión de la serie dentaria en relación al largo del maxilar es proporcionalmente mayor en *D. punctatus* y *D. yepesi*. Por otro lado, esta medida es considerablemente menor en *C. pilosus*. Además del diminuto tamaño de sus dientes, este último taxón presenta otras peculiaridades dentarias y craneanas (e.g., mayor frecuencia de alvéolos cerrados o abortados, rostro más elongado) que sugieren una dieta mirmecófaga.

### 4.3. Postcráneo

Solamente *A. aequatorianus* y *Pl. vergelianus* no conservan elementos postcraneanos. En los demás Dasypodini, el postcráneo se ha conservado, frecuentemente presentando primariamente diferencias de tamaño y proporción relativa de las

diferentes partes. Por ese motivo se elabora una descripción general del postcráneo de la tribu, remarcando las peculiaridades de cada taxon, cuando existan. A pesar de que trabajos previos han abordado la anatomía postcraneana del grupo (Flower 1885; Miles 1941; Rose y Emry 1993; Gaudin 1999; McDonald 2003; Castro 2009; Galliari et al. 2010; Castro et al. 2013a; Galliari 2013), esta descripción se basa en las observaciones desarrolladas a lo largo de esta tesis para todos los taxones considerados.

Entre las **vértebras cervicales** (Figura 4.13A y B), las facetas articulares para los cóndilos occipitales ocupan toda la extensión lateral del atlas (C1) y son marcadamente cóncavas dorso-ventralmente. El canal neural es elíptico y el canal vertebroarterial perfora los márgenes dorso-laterales del arco neural, continuando por los pedículos (porción delgada que une el cuerpo vertebral a las apófisis) de las cervicales hasta la C6. El foramen para el primer nervio espinal se ubica en el lateral del atlas; las apófisis transversas son aliformes y se proyectan posteriormente. La superficie dorsal del atlas exhibe una apófisis donde se articula la apófisis espinosa (o espina neural) del axis. Las facetas articulares para el axis, ubicadas en la porción ventral posterior, son elípticas y levemente cóncavas.

El axis (C2) se fusiona a la tercera (C3) y cuarta (C4) vértebras cervicales, formando el hueso mesocervical, una sinapomorfía de Cingulata según Scillato-Yané (1982). Se ha observado excepcionalmente la fusión adicional de la quinta cervical (C5) en *D. hybridus* (Galliari et al. 2010) y en *D. septemcinctus* (MN 51652). En el axis, las facetas articulares para el atlas son elongadas latero-medialmente, y dorsal a éstas están las aperturas circulares del canal vertebroarterial. La apófisis odontoides se inclina en sentido dorsal y una carilla articular convexa en su porción ventral se articula al atlas. Un foramen circular para el segundo nervio espinal perfora el lateral del axis. La apófisis espinosa ocupa todo el largo de la C2 y se superpone a la misma apófisis de la C3 y eventualmente de la C4. Cuando totalmente fusionadas, la apófisis espinosa del hueso mesocervical es amplia y laminar (Figura 4.13B). Como en otros cingulados, las cervicales libres presentan los cuerpos vertebrales comprimidos y

lateralmente ensanchados. Se articulan entre sí por las zigapófisis, por los cuerpos vertebrales, los cuales presentan facetas articulares, y también por las la apófisis transversas, característica excepcional entre los mamíferos, también observada en otros armadillos (Castro y Ferigolo 2010). Lateralmente, forámenes para la emersión de los nervios espinales se ubican entre los pedículos de vértebras cervicales contiguas.

Las **vértebras torácicas** (Figura 4.13 C y D) generalmente suman diez elementos, variando entre nueve y once (Galliari et al. 2010; Hautier et al. 2010). Tienen cuerpos vertebrales más estrechos y altos que la serie cervical, convexos en su cara anterior y cóncavos en la posterior, mientras que las apófisis espinosas se hacen gradualmente menos largas en sentido posterior. Según Castro y Ferigolo (2010), en *Dasypus* (incluyendo sus especies extinguidas) facetas articulares redondeadas están presentes en los laterales de los cuerpos vertebrales hasta la T6. Las prezigapófisis y postzigapófisis ocupan prácticamente toda la extensión lateral del arco neural. Los forámenes para emersión de los nervios espinales son circulares y perforan el pedículo de las vértebras torácicas (excepto por la última) ventralmente a la base de la apófisis transversa. Articulaciones xenatrales están presentes a partir de la T6 o T7 en *Dasypus* y a partir de T8 en *Propraopus*. Las metapófisis, presentes entre la apófisis espinosa y la apófisis transversa, se proyectan anteriormente sobre la vértebra anterior. Las facetas para el capítulo de la costilla se ubican entre dos vértebras contiguas, mientras que las facetas para el tubérculo están en la cara ventral de la apófisis transversa. Solamente T1 cuenta con las facetas para capítulo y tubérculo fusionadas entre sí, además de que el capítulo de la primera costilla se articula exclusivamente a esta vértebra, al igual que el tubérculo.

Las **vértebras lumbares** (Figura 4.13D) son generalmente cinco, aunque pueden ser cuatro (Galliari et al. 2010; Hautier et al. 2010). En relación a las vértebras torácicas, tienen los cuerpos más altos y las apófisis transversas en posición más ventral. Las apófisis espinosas son marcadamente inclinadas posteriormente, mientras que las metapófisis se proyectan anteriormente; el largo de ambas estructuras y el

ángulo que forman entre sí varía entre los taxones de Dasypodini. Las tres más posteriores exhiben una cresta medial en la superficie ventral del cuerpo vertebral. Las articulaciones xenartrales son conspicuas, incluso entre la lumbar más posterior y la primera vértebra sacral. Esas articulaciones fueron descritas en detalle por Gaudin (1999). Sucintamente, cada vértebra con xenartría presenta tres facetas articulares anteriores y tres posteriores en cada lado. De esas, las facetas dorsales, ubicadas anterior y posteriormente a la apófisis espinosa, son homólogas a las pre y postzigapófisis presentes en las demás vértebras. Los otros dos pares de articulaciones (procesos xenartros dorsal y ventral) son suplementarios y están en la región lateral de las vértebras. Las anapófisis son robustas, proyectadas posteriormente en el lateral de las vértebras, siendo su porción dorsal un poco más larga que la ventral. Las propiedades mecánicas de la columna vertebral en *Dasypus* son consistentes con la interpretación de que las articulaciones xenartrales son una adaptación a la excavación (Gaudin y Biewener 1992).

Así como en prácticamente todos los Xenarthra, el **sinsacro** (Figura 4.13E) en Dasypodini está formado por la fusión de vértebras sacras, lumbares y caudales, que se sueldan a los ileones por las apófisis transversas de las vértebras sacrales y a los isquiones por las vértebras caudales anteriores (vértebras pseudosacrales; McDonald 2003), de modo que la pelvis queda co-osificada a siete, ocho o nueve vértebras. Las apófisis espinosas de esas vértebras se fusionan entre sí, pero son distinguibles por sus extremos distales sobresalidos. La primera vértebra del sinsacro (S1) presenta metapófisis y se articula con la última lumbar libre por medio de las prezigapófisis dorsales y por los procesos xenartros. Una pequeña epífisis se ubica entre la apófisis transversa de S1 y la superficie sacroiliaca del íleon. Los forámenes intervertebrales, para el paso de vasos sanguíneos y nervios sacrales, se sitúan entre las apófisis transversas de dos vértebras contiguas. Los pares de forámenes intervertebrales se abren en las superficies dorsal y ventral de modo simétrico y se comunican con el canal neural. En *Proptraopus*, el borde anterior del foramen sacroisquiático está en línea con la sutura entre S3 y S4, mientras que en *Dasypus* este borde se ubica más



anteriormente (entre S2 y S3 o sobre S3). En relación a los demás géneros, *Cryptophractus* tiene el sinsacro proporcionalmente más alargado (Castro et al. 2014b), mientras que las crestas ilíacas son tan recurvadas y lateralmente proyectadas como en *Propraopus*. El número de **vértebras caudales** es muy variable, sumando hasta 24 elementos en *Dasyus novemcinctus* (Hautier et al. 2010).

El **esternón** (Figura 4.14A) está formado por un manubrio, cuatro esternebrias y un apéndice xifoides, largo y angosto. Las esternebrias tienen un proceso ventral prominente que lleva las facetas donde se unen por medio de articulaciones sinoviales los cuatro o cinco pares de **costillas esternales**. Éstas llevan una sola cabeza, que se articula (sinartrosis) entre dos esternebrias sucesivas (una posible sinapomorfía de *Xenarthra* según Hoffstetter 1982), y una articulación distal (sindesmosis) con las costillas vertebrales, además de facetas de articulación con las costillas esternales adyacentes (característica única a los *Xenarthra* según McDonald 2003; Paula-Couto 1979, p. 26). Excepcionalmente, la primera costilla es robusta y contacta dorsalmente parte de la primera vértebra torácica y de la última cervical, y contacta ventralmente el manubrio del esternón. Las **costillas vertebrales** tienen cuerpos delgados, con numerosas concavidades redondeadas relacionadas a fijación muscular. La superficie anterior porta un surco elongado y un cuello poco profundo separa el capítulo y el tubérculo. Suman diez pares, siendo el par posterior de costillas flotantes.

La **escápula** (Figura 4.14A y B) posee los bordes posterior y dorsal de mayor espesor (Miles 1941). La cavidad glenoidea es oval, suavemente cóncava, y se separa de la apófisis coracoidea por un surco poco profundo. En la superficie externa, la espina llega hasta el borde dorsal de la escápula, disminuyendo de altura en ese sentido. Además, una espina escapular secundaria se extiende a lo largo del borde posterior; su presencia sería compartida por todos los *Xenarthra* (McDonald 2003). El marcado desarrollo de la fosa escapular posterior, y especialmente del proceso para el teres mayor (fosa postescapular de Rose y Emry 1993), aumentan la capacidad y fuerza de retracción del miembro y sería una adaptación de los armadillos a la excavación (Monteiro y Abe 1999; Monteiro 2000). El acromion es largo, de

contorno semicircular, y se articula al húmero por delante y a la **clavícula** (Paula-Couto 1979), que es muy delgada y suavemente recurvada. Ella se articula a la porción anterior del manubrio del esternón por medio de un ligamento que posee tres huesillos epiesternales (Miles 1941).

El **húmero** (Figura 4.14C) es torcido sobre su eje, subcilíndrico proximalmente y aplanado distalmente, con amplias superficies de fijación muscular (Miles 1941). Es especialmente robusto en *Propraopus* y *D. punctatus*. Un cuello delicado separa la cabeza, la cual tiene la misma extensión proximal que la tuberosidad mayor. La tuberosidad menor es delicada y está separada de aquella por el surco bicipital. La cresta deltopectoral se extiende casi hasta la mitad proximal del húmero, mientras que la cresta supinatoria forma un arco de círculo que ocupa la mitad distal, terminando sobre el ectepicóndilo. El foramen entepicondilar es alargado a lo largo del puente entepicondilar. La fosa coronoidea es poco profunda y expandida latero-medialmente. Un delicado surco articular en la tróclea separa las facetas ulnar y radial. En vista posterior, se observa la marcada fosa olecraneana, que excepcionalmente se muestra como un foramen en un ejemplar de *D. bellus* (UF 261943). Una detallada descripción de la musculatura de la cintura escapular de *D. novemcinctus* puede ser encontrada en Miles (1941). No se ha confirmado la observación de Winge (1915) que supone que el húmero de *Propraopus* presente una cresta supinatoria más prominente.

El cuerpo de la **ulna** (Figura 4.14D) es comprimido, con amplios surcos extendiéndose a lo largo de sus caras medial y lateral. El proceso olecraneano ocupa más de un tercio del largo total y la cresta interosea se extiende a lo largo de todo el borde anterior del cuerpo, terminando distalmente en una faceta plana para el extremo distal del radio. En la cavidad sigmoidea, una cresta transversal destaca la faceta para el radio; la apófisis coronoides se proyecta medialmente y un surco profundo se sitúa distalmente a ésta. El extremo distal exhibe una faceta articular convexa y no tiene un proceso estiloides pronunciado. Al contrario de lo que mencionó Winge (1915), el proceso olecraneano en *Propraopus* es tan largo como el de *Dasypus*.

El **radio** (Figura 4.14E) es un elemento comprimido dorso-ventralmente (pero menos que la ulna), con un reborde lateral recurvado. El extremo proximal está separado del cuerpo por un cuello bien marcado lateral y medialmente. Cuenta con una cavidad articular poco profunda y una apófisis lateral que se articulan con la tróclea de húmero. En la cara posterior está la elongada faceta para la ulna, seguida por una delicada cresta interósea que recorre todo el cuerpo del radio y termina distalmente en la faceta para el extremo distal de la ulna. Aún en el cuerpo, la tuberosidad bicipital es muy tenue. En el extremo distal, se observa el proceso estiloides y dos facetas articulares, una para el semilunar y otra para el escafoides.

En el **autopodio anterior** (Figura 4.14F y 5.19), el carpo presenta una serie proximal y una distal. La serie proximal se articula al radio y a la ulna, y está compuesta, de medial a lateral, por el escafoides, lunar, piramidal y pisiforme, que se ubica ventralmente a los demás (Galliari 2013) y es especialmente robusto en *D. punctatus* (Castro et al. 2013a). La segunda serie presenta, de medial a lateral, el trapecio, trapezoide, magno y unciforme. A la serie distal se articulan cuatro **metacarpales**, que se articulan entre sí proximalmente y corresponden a los dígitos I a IV. Las **falanges** siguen la fórmula 2-3-3-3, siendo las proximales las más cortas. Los dígitos terminan en garras, levemente recurvadas y comprimidas lateralmente. Huesillos sesamoideos están presentes ventralmente en las articulaciones entre las falanges, y los carpales están ubicados sobre un hueso sesamoideo palmar, cuya presencia se correlaciona al hábito fosorial, al igual que el mayor desarrollo de los dígitos centrales (Rose y Emry 1993). El dígito V, frecuentemente considerado ausente o rudimentario (Flower 1885; Schulthess 1920), está reducido a dos o tres elementos nodulares (metacarpal V y una o dos falanges), además de un hueso accesorio entre el metacarpal V y el piramidal (Galliari 2013).

El quinto dígito es externamente visible y porta una pequeña garra solamente en *D. kappleri* (Figura 5.19); la única excepción es AMNH 98464, un juvenil de esta especie en que no observa el quinto dígito. Sin embargo, Costa y Vizcaíno (2010) han observado un ejemplar de *D. novemcinctus* con tal elemento externamente visible.

Entre los especímenes de esta especie o de las otras especies aquí analizados, ninguno cuenta con tal morfología. Un ejemplar de *D. bellus* (FLMNH 224700) que conserva diversos elementos de las manos fue utilizado por Rincón et al. (2008) para inferir la presencia de un quinto dígito similar al de *D. kappleri*. Aquí se corrobora la presencia de una faceta distal en la superficie lateral del metacarpal IV en tal espécimen. Rincón et al. (2008) también mencionaron como una diferencia de *D. bellus* la presencia de dos facetas laterales en el cuneiforme (piramidal), siendo una para el metacarpal V y otra para un probable sesamoideo. Sin embargo, tal arreglo es igual al presente en *D. hybridus* y *D. novemcinctus* (Galliari 2013), de modo que queda como potencial peculiaridad de *D. bellus* la ausencia de una faceta para el metacarpal V en el unciforme. En cuanto al grado de desarrollo del dígito V, no se puede establecer con certeza cuántas falanges habría tenido y si eran externamente visibles o no en *D. bellus*, tal como lo son en *D. kappleri*. Lo mismo se aplica a *A. hondanus*, ya que el metacarpal IV de un ejemplar (UCMP 71799) presenta un surco en la porción proximal de la superficie lateral que sugiere la presencia de elementos correspondientes al dígito V, aunque no se pueda determinar su grado de desarrollo.

En el **fémur** (Figura 4.15A), el trocánter mayor se proyecta más alto que la cabeza, que es semiesférica y está delimitada por el cuello y por la profunda fosa trocantérica. El trocánter menor es comprimido antero-posteriormente y se prolonga distalmente hasta el nivel del tercer trocánter, dibujando un contorno subtriangular medialmente. El cuerpo presenta lateralmente un tercer trocánter desarrollado, en la mitad del largo total del fémur. En la parte distal anterior se observa la fosa suprapatelar y un área poplitea rugosa en la posterior. De los cóndilos para la tibia, el medial (entocóndilo) es más grande. La faceta para la rótula está delimitada por crestas prominentes. Milne y O'Higgins (2012) mencionaron algunos de los músculos que se relacionan al fémur y al sinsacro de los armadillos. La **rótula** (Figura 4.15B) es subtriangular y presenta en el área proximal una fosa de inserción muscular de cada lado de una apófisis redondeada. Una cresta longitudinal separa las dos facetas para el fémur, siendo la medial casi plana y la lateral más grande y profunda.

En el extremo proximal de la **tibia-fíbula** (Figura 4.15C), las facetas para los cóndilos del fémur son asimétricas, siendo la lateral suavemente convexa y la medial cóncava, antecedita por una apófisis. El cuerpo de la tibia es más grueso que el de la fíbula, especialmente en la mitad proximal por la presencia de la cresta tibial prominente, y termina distalmente en el maléolo. El cuerpo de la fíbula exhibe una cresta anterior que termina en una apófisis aguda. El extremo distal muestra un cierto grado de torsión en relación al proximal. En la epífisis distal de la tibia, la faceta para el astrágalo está subdividida en dos, siendo la medial más ancha y la lateral terminada posteriormente en una apófisis triangular dirigida hacia abajo. La porción de la fíbula cuenta con una faceta elipsoidal para el calcáneo, y con el maléolo lateral. La presencia de una articulación entre la fíbula y el calcáneo fue interpretada como primitiva por McDonald (2003) y la fusión entre los extremos proximal y distal de esos elementos sería una sinapomorfía de Cingulata según Scillato-Yané (1982).

El **autopodio posterior** es pentadáctilo (Figura 4.15F). En el **astrágalo** (Figura 4.15D), la tróclea es asimétrica, con la cresta externa más amplia. La faceta para la fíbula no forma una repisa prominente. Las facetas para el calcáneo también son asimétricas, siendo la faceta sustentacular de menor tamaño y la faceta ectal marcadamente cóncava, ambas separadas por un surco angosto. La cabeza del astrágalo es grande en relación al cuerpo, mientras que el cuello es corto y muestra en su cara proximal una concavidad profunda que se continúa en el centro de la tróclea. La faceta navicular es aproximadamente semicircular (Scillato-Yané 1982; Galliari 2013). En *A. hondanus*, aunque la cresta externa de la tróclea sea más grande, ésta y la cresta interna tienen una talla más semejante en comparación a las demás especies. En relación a *D. novemcinctus* y *D. hybridus*, el astrágalo de *Cryptophractus* tiene las facetas sustentacular y navicular más grandes y la faceta para la tibia tiene una interrupción en su porción central.

El **calcáneo** (Figura 4.15E y 5.20) cuenta con un *tuber calcanei* delgado y bien desarrollado, con el surco para el *tendo calcaneus* a nivel medio. Las facetas ectal y sustentacular son asimétricas, como sus contrapartes en el astrágalo, y están

separadas por el *sulcus calcanei*. En *Cryptophractus*, la faceta ectal se extiende más sobre el *tuber calcanei*, mientras que en *A. hondanus* la cabeza es más comprimida latero-medialmente que en los demás taxones. La faceta fibular, lateral a la faceta ectal, es convexa y tiene dimensión ligeramente variable entre los taxones; el mayor desarrollo de esa estructura fue relacionado a hábitos semifosoriales en los armadillos (Jasinski y Wallace 2014). El hueso sesamoideo plantar se articula en la superficie ventral del sustentáculo y en la medial del cuerpo del calcáneo, mientras que la faceta para el cuboides es marcadamente cóncava (Galliari 2013). Con base en análisis morfométricos, Jasinski y Wallace (2014) compararon los calcáneos de *D. novemcinctus* y *D. bellus*, y notaron diferencias sutiles (e.g., facetas relativamente menores, surco para el *tendo calcaneus* más profundo) que fundamentaron la inferencia de un menor rango de movimiento del miembro posterior, y menor adaptación a la excavación, en *D. bellus*.

En el **navicular** (Figura 4.15F), la faceta para el ectocuneiforme es mayor que la del mesocuneiformes, mientras que la faceta para el entocuneiforme es casi perpendicular a ambas. La faceta para el cuboides es prácticamente plana y la faceta para el sesamoideo plantar es alargada próximo-distalmente. De los **cuneiformes**, el entocuneiforme es comprimido latero-medialmente, el mesocuneiforme es muy corto y el ectocuneiforme contacta los metatarsales II, III y IV. El **cuboides** presenta una faceta plantar muy desarrollada (Galliari 2013). Los **metatarsales** II, III y IV son mucho más largos que los otros y un par de sesamoideos ovoidales se articulan ventralmente en su extremo distal. Los **dígitos** II, III y IV son los más desarrollados y terminan en garras angostas y recurvadas. Como en las manos, las falanges proximales son comprimidas en el sentido próximo-distal y se articulan a los respectivos metapodiales de modo de restringir los movimientos de flexión y extensión (McDonald 2003); a la cara ventral de las falanges medias se articula un sesamoideo cuadrangular. El sesamoideo plantar, alargado y levemente cóncavo, cuenta con dos facetas articulares continuas divididas por una suave cresta longitudinal, siendo una para el navicular, y otra para el cuboides y el calcáneo.

#### 4.4. Coraza y osteodermos

Las características generales de los Dasypodini abajo enumeradas están basadas principalmente en los taxones actuales y, siempre que sea posible, también en los fósiles. A continuación se describe para cada género y especie la morfología de los osteodermos y, cuando aplicable, de la coraza como un todo. Las dimensiones de los osteodermos están dadas en las Tablas 3 y 4.

Como se ha mencionado anteriormente, la coraza de los armadillos actuales está formada por cientos de osteodermos revestidos externamente por escamas córneas epidérmicas. La coraza está dividida en un casquete cefálico, una coraza dorsal y un estuche caudal (Figuras 1.4 y 3.1). En la coraza dorsal, los escudos fijos escapular y pélvico están separados por un número variable de bandas móviles (Figura 5.21), las cuales son formadas por series de osteodermos imbricados.

El **escudete cefálico** (Figura 5.22) de los Dasypodini es de contorno aproximadamente romboidal, con osteodermos lisos y planos, gradualmente más aislados entre sí en la porción anterior del rostro. Una única escama córnea recubre cada osteodermo cefálico. La forma del borde posterior del escudete, así como del surco ubicado en la porción posterior del mismo (surco occipital), es variable, como detallado abajo para cada taxon.

En la **coraza dorsal**, tanto en los osteodermos fijos como en los móviles, una escama córnea central recubre la figura principal, mientras que otras escamas recubren las figuras periféricas de elementos contiguos, lo que representa una sinapomorfía del grupo (Figuras 4.16F y 5.28). Los elementos ubicados cerca de los laterales de coraza son frecuentemente deformados, alargados y/o sinuosos. La superficie interna de los osteodermos de la coraza dorsal es lisa y generalmente posee de uno a tres forámenes de ingreso neurovascular (Figura 2.2). Diversos pequeños forámenes neurovasculares están presentes en la superficie externa de los osteodermos, especialmente en la figura principal. La superficie de sutura entre los

osteodermos es irregular, compuesta por diversas proyecciones y depresiones óseas interdigitadas.

Como en otros cingulados, los **osteodermos fijos** tienen morfología variable, dependiendo de su posición en la coraza. Son cuadrangulares a hexagonales, con la figura central lageniforme a circular (Figuras 4.16, 4.17, 5.27 y 5.28). El surco principal cuenta con un número variable de forámenes pilíferos. La última hilera del escudo escapular está conformada por osteodermos semimóviles, pentagonales alargados, que se articulan anteriormente de manera inmóvil entre dos osteodermos fijos y tienen borde posterior recto y de sección acuñada, que se superpone a la parte proximal de un osteodermo de la primera banda móvil (Figura 4.16B). Igualmente, la hilera anterior del escudo pélvico está conformada por osteodermos semimóviles, los cuales presentan una porción anterior no ornamentada, tipo tecla, donde se superpone la última banda móvil, mientras que el borde posterior se articula de manera inmóvil entre dos osteodermos fijos pélvicos (Figura 4.16D). Los osteodermos pélvicos son generalmente un 20% más grandes que los escapulares. A nivel medio, el borde posterior del escudo pélvico presenta un recorte semicircular, donde se articula la cola. Los osteodermos presentes en este borde son más cortos y tienen el borde posterior en forma de cuña.

Los **osteodermos móviles** son rectangulares y subdivididos en una región anterior, donde se articula el osteodermo de la banda precedente, y una región posterior (Figuras 4.16C, 4.17, 5.29 y 5.30). La región anterior de cada osteodermo no tiene ornamentación, excepto por pequeños forámenes neurovasculares, y es comúnmente referida como tecla. Su largo varía según la posición en la coraza, pero puede representar entre un tercio y mitad del largo total del osteodermo. La zona de transición entre ambas porciones (depresión horizontal) varía en cuanto a la presencia de rugosidades y de forámenes. En la región posterior de cada osteodermo, la figura principal está delimitada por dos surcos divergentes (surcos principales), que le confieren un aspecto lageniforme o triangular. El número de forámenes pilíferos ubicados en los surcos principales, y en el borde posterior del osteodermo, es variable.



El **estuche caudal** disminuye gradualmente su diámetro en sentido posterior, terminando en punta (Figura 1.4). La región anterior está dividida en anillos (Figuras 3.1 y 4.16E), y la parte posterior es continua y formada por osteodermos romboidales. Cada anillo caudal está dividido en dos hileras (salvo el primero, que puede presentar tres hileras) y sus elementos pueden, o no, contar con figuras periféricas. Dos o tres forámenes están generalmente presentes en cada lateral de estos osteodermos, entre dos elementos contiguos. Excepto por los anillos más anteriores, cada osteodermo caudal está recubierto por una única escama córnea.

#### 4.4.1. Coraza y osteodermos de *Anadasypus*

*Anadasypus hondanus* y *A. aequatorianus* comparten las características acá enumeradas. Ambas especies presentan la mayoría de los osteodermos fijos con forma cuadrangular y de borde posterior redondeado (Figura 4.17). Esto diferencia *Anadasypus* de los demás géneros de Dasypodini, en los cuales los elementos fijos (excepto aquellos de los bordes de la coraza, que sufren cierta deformación) son hexagonales e isodiamétricos. El surco principal, restringido a la mitad anterior del osteodermo, delimita una figura principal lageniforme, mientras que los demás Dasypodini exhiben figuras principales subcirculares. Son generalmente tres las figuras periféricas, restringidas a la porción antero-lateral de los osteodermos fijos. A su vez, los osteodermos móviles tienen figura principal sub-rectangular, difiriendo de la figura sub-triangular presente en *Propraopus*, *Dasypus* y *Cryptophractus* (aunque subdividida y más compleja en este último), y probablemente en *Pliodasypus*. Además, los surcos principales divergen hasta los márgenes laterales, mientras que en los demás géneros de Dasypodini estos surcos terminan el borde posterior. Los osteodermos de los anillos caudales, distribuidos en dos hileras (excepto por el primer anillo, que porta tres hileras, como muestra el ejemplar UCMP 41798), carecen de figuras periféricas (Carlini et al. 1997).

***Anadasypus hondanus***: tanto los osteodermos fijos como los móviles de esta especie presentan una quilla longitudinal bien marcada en la figura principal (Figuras 3.5 y 4.17), característica única entre los Dasypodini. Los osteodermos fijos, comúnmente cuadrangulares o pentagonales, tienen la figura central más marcadamente lageniforme que *A. aequatorianus*. Entre dos y cinco forámenes perforan el surco principal, incluso en la intersección con los surcos radiales, los cuales delimitan tres figuras periféricas. El borde posterior es redondeado y figuras periféricas posteriores están ausentes.

*Anadasypus hondanus* tendría al menos seis bandas móviles (Figura 3.5). Los surcos principales en los osteodermos móviles divergen distalmente hasta tocar los márgenes laterales, dibujando una figura central marcadamente lageniforme. Hay tres o cuatro forámenes en cada surco principal, y uno o dos forámenes en el borde posterior (Carlini et al. 1997), siempre en las esquinas. Los osteodermos caudales de algunos ejemplares se muestran totalmente fusionados, imposibilitando la delimitación de una línea de sutura. Solamente los osteodermos de la primera hilera de los dos anillos proximales presentan surcos principales, y los demás exhiben solamente una delicada quilla sagital.

***Anadasypus aequatorianus***: conforme descrito por Carlini et al. (2014), esta especie tiene talla comparable a *A. hondanus* y *D. novemcinctus*. La superficie de los osteodermos fijos es lisa, y los bordes son dentados y cóncavos, excepto por el borde posterior, que es convexo y redondeado (Figuras 3.6 y 4.17). A pesar de que algunos son claramente hexagonales, la mayoría es cuadrangular. La figura principal se encuentra delimitada por un surco principal poco profundo y está perforada por numerosos forámenes neurovasculares pequeños. Cuatro a seis (generalmente cuatro) forámenes pilíferos están presentes en el surco principal, incluso en la intersección con los surcos radiales. Éstos separan tres figuras periféricas anteriores, que se extienden lateralmente solo hasta la mitad anterior del osteodermo. En el margen posterior, hay hasta once forámenes, probablemente neurovasculares, mucho más

chicos que aquellos de *Dasypus*. Los osteodermos fijos de *A. aequatorianus* carecen de quilla central y tienen surco principal que describe una figura menos lageniforme (o sea, con el cuello de la botella más ancho), resultando en una figura principal más isodiamétrica que en *A. hondanus*.

La porción externa de los osteodermos móviles es lisa y presenta una figura principal triangular a lageniforme, con un cuello muy elongado (Figura 3.6 y 4.17). En el tercio posterior de la figura principal hay dos líneas longitudinales paralelas, con extensión variable en los distintos osteodermos, de pequeños forámenes neurovasculares. Dos surcos principales poco profundos separan la figura principal y las dos delgadas figuras periféricas laterales. Aproximadamente en el cuarto posterior de la figura principal, esos surcos alcanzan los márgenes laterales del osteodermo y siguen contiguos a ellos hasta el borde posterior del osteodermo. En cada surco principal hay cuatro o cinco forámenes, tan grandes como aquellos de los osteodermos fijos, y el más posterior está ubicado cerca del lateral del osteodermo. A lo largo del borde posterior hay una serie de pequeños forámenes neurovasculares. Uno o dos forámenes de mayor calibre pueden estar presentes en el extremo posterior de cada surco principal. Este patrón difiere del presentado por *Dasypus*, que tiene aproximadamente cuatro grandes forámenes en el borde posterior, dos de los cuales están ubicados en la intersección con cada surco principal; también difiere del patrón de *Propaopus*, que generalmente exhibe dos forámenes, en la intersección con cada surco principal. La superficie de las figuras periféricas es rugosa y los márgenes laterales son dentados. La depresión entre la tecla y la porción ornamentada muestra algunos surcos delicados y comúnmente un foramen central.

El osteodermo semimóvil preservado sería probablemente de la región nuchal del lado derecho de la coraza (Figura 3.6), ya que el margen izquierdo es biselado hacia adentro y el margen derecho es biselado hacia afuera. Exhibe seis grandes forámenes en el surco que delimita la figura principal, cuatro en el lado derecho y dos en el lado izquierdo. El margen posterior es cóncavo, mientras que la región articular

anterior es corta y redondeada. Sus medidas son: 12,0 mm de largo, 8,2 mm de ancho y 4.2 mm de espesor.

#### 4.4.2. Osteodermos de *Pliodasypus*

Como describen Castro et al. (2014a), el material con el cual se nombró a *Pliodasypus vergelianus* corresponde a tres osteodermos (Figuras 3.9 y 4.17). El elemento fijo completo es aproximadamente pentagonal en vista interna; en vista externa es redondeado en el borde posterior y en el borde anterior izquierdo, que se articulaba con el osteoderma precedente. La figura principal es plana y lisa, y posee pequeños forámenes neurovasculares dispuestos en círculo, algunos de ellos circundados por finos surcos. El surco principal es poco profundo, desplazado posteriormente hasta estar próximo al borde y ocupa una posición más externa que en los demás Dasypodini; los surcos radiales están ausentes. La región periférica es ligeramente elevada en la parte anterior y en el lado izquierdo del osteoderma. Hay tres forámenes pilíferos en la mitad anterior del surco principal y uno solo en la mitad posterior, además de diversos otros de menor calibre por todo el surco. Así, las diferencias más notables de *Pl. vergelianus* son la superficie lisa y plana de la figura principal, el surco principal menos profundo y externo, el menor tamaño de los forámenes en el surco principal y la ausencia de surcos radiales. Sus medidas están en el rango de las de *P. sulcatus* y de *D. bellus* (Tablas 3 y 4)

El otro osteoderma fijo (Figuras 3.9 y 4.17) tiene el borde posterior en forma de cuña y una superficie articular en su cara interna. Esta morfología es compatible con los elementos del borde posterior del escudo pélvico, los cuales contactan el estuche caudal, como puede ser observado en los *Dasypus* actuales. El surco principal está restringido a los bordes anterior y laterales, ubicado muy cerca de los últimos. Hay un único foramen, anteriormente. La figura principal tiene numerosos pequeños forámenes neurovasculares distribuidos aleatoriamente.

El osteoderma móvil (Figuras 3.9 y 4.17) no preserva a tecla y parte de la porción ornamentada. El borde posterior tiene 12,7 mm de ancho, talla equivalente a

la de *P. sulcatus* (Castro et al. 2013b) y en el rango superior de la de *D. bellus* (Tabla 4). Como en *Propraopus* y *Dasypus* (pero no como en *Anadasypus* y *Cryptophractus*), la figura principal es completamente plana y posee dos surcos divergentes que terminan en las esquinas posteriores. Sin embargo, a diferencia de los dos primeros géneros, en *Pl. vergelianus* los surcos son más rasos. Se han preservado tres forámenes en el lado izquierdo y cuatro en el derecho. Los pequeños forámenes neurovasculares en la figura principal, conspicuos en los demás Dasypodini, están circundados por finos surcos radiales en *Pl. vergelianus*. Los tres forámenes pilíferos en el borde posterior están concentrados en la porción central, mientras que en *D. bellus* y *P. sulcatus* generalmente tienen un foramen en el extremo posterior de al menos uno de los surcos principales. La textura de la figura periférica es completamente lisa en el material, pero esta característica es considerablemente variable, como puede ser ilustrado por los osteodermos de *P. sulcatus* procedentes de distintas localidades (Rincón et al. 2008; Winge 1915, pl. V; Castro et al. 2013b).

#### 4.4.3. Coraza y osteodermos de *Propraopus*

Los osteodermos de *Propraopus grandis* fueron inicialmente descritos por Ameghino (1886, 1889), mientras que Winge (1915) describió en detalle los mismos elementos de *Dasypus sulcatus* (Figura 3.11), y ambos taxones fueron posteriormente sinonimizados por Castro et al. (2013b). La descripción aquí presentada combina la morfología observada en materiales procedentes de distintos puntos de la amplia distribución geográfica de *P. sulcatus*.

Los osteodermos fijos (Figuras 3.11, 4.17, 5.24 a 5.27) son frecuentemente hexagonales e isodiamétricos, mientras que aquellos ubicados cerca de los laterales de la coraza son más alargados. La textura de la superficie externa varía de lisa a finamente rugosa. La figura principal es convexa, de forma subcircular a poligonal, frecuentemente desplazada hacia el borde posterior. Cuenta con forámenes neurovasculares que pueden estar dispuestos aleatoriamente, o en dos líneas longitudinales paralelas. Los surcos tienen profundidad variable; los radiales

delimitan generalmente cinco figuras periféricas (variando entre cuatro y seis), siendo más grandes y mejor definidas en la zona antero-lateral, de modo que la figura posterior tiene un desarrollo variable. El surco principal exhibe generalmente tres forámenes, variando entre uno y cinco, en algunos casos notablemente grandes. Los forámenes están restringidos a la mitad anterior del osteodermo y nunca están ubicados en la intersección entre el surco principal y los surcos radiales. Tales características están presentes solamente en este taxon. Los osteodermos del escudo pélvico son alrededor de un 20% más grandes que los escapulares y tienen figuras principales más elongadas.

En los osteodermos móviles (Figuras 3.11, 4.17, 5.26 y 5.29), los profundos surcos están separados anteriormente y divergen hasta el borde posterior, dibujando una figura principal de triangular a lageniforme. La depresión entre la tecla y la porción ornamentada (depresión horizontal o transversal) es rugosa. En la figura principal, pequeños forámenes neurovasculares están dispuestos en dos líneas longitudinales paralelas. Un total de dos a ocho, comúnmente cuatro, forámenes perforan la porción media de los surcos. El borde posterior del osteodermo generalmente tiene dos forámenes pilíferos, ubicados uno en cada esquina, en la confluencia con el surco principal, pero elementos con uno o tres forámenes también pueden ser observados. Las figuras periféricas tienen aproximadamente la forma de triángulos invertidos respecto de la figura principal, y pueden presentar una serie de surcos transversales irregulares. Vale resaltar que el largo de la porción ornamentada y el de la tecla varían sobremanera según la posición en la coraza.

El estuche caudal (Figura 3.11) está conformado anteriormente por al menos 12 anillos caudales, con dos hileras de osteodermos cada uno, y por gruesos osteodermos en forma de rombo posteriormente. Los osteodermos de la primera hilera de los anillos tienen dos surcos en forma de arco, con uno o dos forámenes en cada surco, y algunos poseen una cresta longitudinal delicada. Otros forámenes se ubican en los bordes de los osteodermos caudales, incluso entre osteodermos contiguos. Castro et al. (2013b) no corroboraron que la parte más posterior de la cola de

*Propraopus* fuera más comprimida que la de *Dasypus*, como había propuesto Ameghino (1886).

Las principales diferencias de *Propraopus* en relación a *Dasypus* reconocidas por Ameghino (1886, 1889) y Winge (1915) son: los surcos principales más profundos y figuras más convexas; el borde del escudo pélvico, que está conformado por osteodermos agudos salientes que forman un borde denticulado (no denticulado en *Dasypus*; Figura 5.25); y el escudo pélvico mucho más largo que el escudo escapular (ambos escudos con aproximadamente el mismo largo en *Dasypus*, excepto en *D. kappleri*). Además, basado en especímenes mayormente completos, Ameghino (1889) estimó que la coraza de *P. grandis* tendría entre 70 y 75 cm, cerca de dos veces más que *D. novemcinctus*.

A base de un espécimen casi completo (MLP 69-IX-9-9; figurado por Lydekker 1894, p. 66, lámina XLIV y por Hoffstetter 1958, p. 547, fig. 7), Castro et al. (2013b) pudieron corroborar esas diferencias. Estimaron que el largo del escudo pélvico, a nivel sagital, sería de 44 cm, mientras que el escudo escapular tendría cerca de 22 cm de largo. El largo total de la coraza dorsal, incluyendo siete bandas móviles, sería de aproximadamente 85 cm. A su vez, la cola tendría cerca de 45 cm. La presencia de un borde denticulado en el escudo pélvico pudo ser confirmada en otros especímenes (MLP 69-VIII-25-10 y MACN A 1170). En cuanto a la pilosidad, el menor número de forámenes en los osteodermos fijos y móviles llevó a Winge (1915) a especular que *P. sulcatus* tendría menos pelos que *D. novemcinctus*, pero más largos y rígidos.

#### **4.4.4. Coraza y osteodermos de *Dasypus***

Acá se mencionan las características comunes a todos los *Dasypus* y abajo se destacan las particularidades de cada especie. Los osteodermos fijos poseen surco principal subcircular a poligonal (Figura 4.17), que dibuja una figura central ligeramente convexa o plana, generalmente desplazada hacia el margen posterior. Pequeños forámenes neurovasculares perforan la figura central. La región periférica está

dividida por surcos radiales, y frecuentemente hay un foramen en la intersección entre éstos y el surco principal. La profundidad de los surcos es variable. Figuras periféricas son más marcadas en los bordes anterior y laterales, y aquellas de osteodermos contiguos están recubiertas por una sola escama córnea (Figura 5.28). En la superficie interna, hay uno a tres forámenes centrales de ingreso neurovascular. En relación a los elementos pélvicos, los osteodermos del escudo escapular son menores y tienen una menor cantidad de forámenes. Los osteodermos semimóviles escapulares presentan un surco principal bordeando sus márgenes anterior y laterales, con un número variable de forámenes. Los elementos de la hilera semimóvil pélvica tienen un surco principal de forma semicircular y un número variable de forámenes.

El número de bandas móviles varía entre siete y nueve (Figura 5.21). La porción anterior de los osteodermos móviles se separa de la porción ornamentada por una depresión horizontal, con o sin surcos y forámenes. Los surcos principales divergen hasta las esquinas posteriores y se encuentran conectados anteriormente, o libres entre sí. El número de forámenes pilíferos en los surcos principales y en el borde posterior es variable. Pequeños forámenes neurovasculares dispuestos en dos hileras longitudinales perforan la figura central.

El estuche caudal está conformado anteriormente por un número variable de anillos (Figura 3.22). Los osteodermos de la primera hilera generalmente tienen surcos marcadamente recurvados, con uno o dos forámenes en cada lado. Los elementos de la segunda hilera son pentagonales y cuentan con un surco que bordea sus márgenes. En sentido posterior, los anillos se tornan gradualmente menos definidos, y los osteodermos pasan a ser romboidales. Una quilla longitudinal puede estar presente.

***Dasybus bellus*:** en los osteodermos fijos (Figuras 3.12 y 4.17), los forámenes están más concentrados en los dos tercios anteriores del surco principal, y suman entre tres y nueve, raramente ubicados en la intersección entre el surco principal y los surcos radiales. La superficie externa puede ser rugosa. Los osteodermos móviles



cuentan con numerosos forámenes, de cinco a 18, en los surcos principales, que están separados anteriormente, con o sin cuello de botella definido. Entre dos y cuatro forámenes perforan el borde posterior, generalmente próximos a las esquinas. Las figuras periféricas cuentan con rugosidades transversales. Los osteodermos de *D. bellus* fueron descritos y figurados por Holmes y Simpson (1931), incluso su posible relación con las escamas córneas. Auffenberg (1957) sugiere la presencia de nueve bandas móviles, basado en el espécimen FLMNH 2478. Sin embargo, el ejemplar 61906, que preserva una porción de la coraza articulada (Figura 3.12), indica la presencia de ocho bandas totalmente móviles. Los osteodermos semimóviles escapulares tienen de siete a nueve forámenes en el surco principal y uno o dos en el borde posterior, mientras que los semimóviles pélvicos tienen siete u ocho en el surco principal. Los osteodermos caudales de la primera hilera presentan quilla central, un foramen en cada surco, y generalmente dos forámenes en cada borde lateral, en tanto que los elementos de la segunda hilera tienen aproximadamente ocho forámenes en el surco principal y uno o dos en el borde posterior (Figura 3.13).

***Dasybus punctatus*:** esta especie difiere de los demás *Dasybus* por tener un mayor número de forámenes en los osteodermos fijos y móviles (Figuras 3.14 y 5.27), únicamente superado por *Cryptophractus*. Como describieron Castro et al. (2013a), la mayoría de los osteodermos fijos posee diez forámenes en el surco principal, variando entre seis y 16. Numerosos forámenes neurovasculares están distribuidos de manera aleatoria por toda la figura principal. Los surcos radiales delimitan tres a cinco figuras periféricas, eventualmente más convexas que la figura principal. Un foramen generalmente perfora la intersección entre el surco principal y cada surco radial. En los osteodermos móviles generalmente hay un total de 12 forámenes en los surcos principales, variando entre nueve y 18, y cinco forámenes pilíferos en el borde posterior, con un rango de variación entre cuatro y siete. Con base en una réplica de la Colección de Lund (ZMK) expuesta en el MCL, se estima que la cola tendría unos diez anillos.

***Dasyopus novemcinctus*:** esta especie exhibe un surco occipital semicircular en el escudete cefálico. Los osteodermos fijos tienen generalmente cuatro forámenes distribuidos por todo el surco principal, variando de dos a siete, algunos de ellos ubicados en la intersección con los surcos radiales (Figuras 3.16 y 4.17). La coraza generalmente tiene nueve bandas totalmente móviles, variando entre ocho y diez (Figura 5.21). La mayoría de los osteodermos móviles tienen los surcos principales unidos entre sí anteriormente, con un número total de diez forámenes, variando entre seis y 13, y de uno a cuatro en el borde posterior. Un ejemplar analizado (AMNH 42441) excepcionalmente presenta forámenes de gran dimensión, tanto en el escudo escapular como en el pélvico, al nivel sagital. El estuche caudal cuenta con 12 a 15 anillos.

***Dasyopus septemcinctus*:** el surco occipital del escudete cefálico también es semicircular. En los osteodermos fijos, especialmente en la porción central del escudo pélvico, la figura central y las periféricas son acentuadamente convexas, confirmando un aspecto de roseta bien marcado (Figura 3.18). Tienen generalmente cuatro forámenes, variando de dos a seis, ubicados en la mitad anterior del surco principal, algunos de ellos en la confluencia con los surcos radiales; en la mitad posterior del surco principal hay dos o tres forámenes, igualmente pilíferos pero de menor diámetro. El número de bandas móviles es de seis o siete. Los osteodermos móviles generalmente exhiben los surcos principales separados entre sí, sumando un total de seis a diez forámenes, además de tres forámenes pilíferos en el borde posterior. La cola presenta entre once y 14 anillos.

***Dasyopus hybridus*:** a diferencia de las dos especies actuales arriba citadas, el surco occipital en el escudete cefálico es aproximadamente recto (Figura 5.22). Al igual que en *D. septemcinctus*, en los osteodermos fijos de la porción sagital del escudo pélvico, la figura central y las figuras periféricas son acentuadamente

convexas, confiriendo un aspecto de roseta (Figura 3.20). El número de bandas móviles varía entre seis y ocho, siendo siete más frecuentemente.

***Dasyopus kappleri*:** en esta especie, el escudo cefálico tiene borde posterior redondeado y surco occipital en forma de “V”, al igual que *C. pilosus*. El borde anterior del escudo escapular forma un ángulo agudo (Figura 3.22), y no redondeado como en los demás *Dasyopus*. El escudo pélvico es casi dos veces más largo que el escapular a nivel sagital (Figura 3.22) y la ornamentación entre los osteodermos de ambos escudos difiere sobremanera. En los osteodermos fijos escapulares existen entre tres y siete forámenes en el surco principal, mientras que la mayoría de los pélvicos exhiben siete forámenes, llegando a 18, más concentrados en los dos tercios anteriores en ambos casos. Los osteodermos del escudo escapular (fijos y semimóviles) eventualmente presentan uno o dos forámenes de gran tamaño anteriormente, al igual que los de *Propraopus*. En por lo menos un espécimen (AMNH 64119) las escamas córneas penetran los forámenes del surco principal en los osteodermos fijos, de modo de anclarse más firmemente. Los osteodermos móviles tienen los surcos principales unidos, o bien próximos entre sí anteriormente, con seis a 14 forámenes en total, más allá de dos a cuatro en el borde posterior. El número de bandas móviles es siete u ocho, mientras la cola presenta 14 ó 15 anillos. En relación a la descripción original de la especie, la disposición de “placas” y “plaquitas” mencionada por Krauss (1862) en verdad representa la disposición de las escamas córneas.

***Dasyopus sabanicola*:** en los osteodermos fijos, hay hasta cinco forámenes en el surco principal, incluso en la intersección con los surcos radiales. Rincón et al. (2008) describieron que los forámenes en los elementos escapulares son menores y menos numerosos que en los pélvicos. El número de bandas móviles es generalmente ocho, variando entre siete y nueve (Wetzel y Mondolfi 1979). En los osteodermos móviles, los surcos principales se encuentran separados entre sí y tienen entre dos y

siete forámenes, además de tres forámenes en el borde posterior (Rincón et al. 2008). Esta especie no pudo ser descripta en mayores detalles debido a la escasez de ejemplares analizados.

***Dasyopus yepesi*:** el surco occipital del escudete cefálico es semicircular (Figuras 3.26 y 5.22). El número de bandas móviles es generalmente ocho, variando entre siete y nueve (Figura 5.21). Los osteodermos fijos presentan de tres a ocho forámenes en el surco principal, ubicados incluso en la intersección con los surcos radiales y más concentrados en su parte anterior. Los osteodermos móviles tienen de cuatro a nueve forámenes en los surcos principales, siendo éstos generalmente separados entre sí, y dos o tres forámenes en el borde posterior. Hay nueve o diez anillos en el estuche caudal.

#### 4.4.5. Coraza y osteodermos de *Cryptophractus*

Como describieron Castro et al. (2014b), *C. pilosus* tiene toda la coraza recubierta por pelos rígidos, largos, que ocultan completamente la coraza, excepto en el margen antero-ventral del escudo escapular (Figuras 3.28 y 5.21). El mismo tipo de pelaje está presente en los laterales de la cabeza y en la porción proximal de los miembros. En la superficie ventral del cuerpo, los pelos son menos abundantes y más cortos, y líneas transversales castañas en la piel están en continuación con las bandas móviles. Esas áreas también muestran algunos osteodermos planos aislados inmersos en la piel.

En cuanto al tamaño, Castro et al. (2014b) corroboraron observaciones previas (Fitzinger 1871; Flower 1886; Frechkop y Yepes 1949; Wetzel y Mondolfi 1979; Wetzel 1985) que indican que *C. pilosus* es más grande o está en el rango superior de tamaño de *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*, mientras que es más pequeño que *D. kappleri* y *D. novemcinctus* (Hamlett 1939; Wetzel y Mondolfi 1979) y, aparentemente, los machos son ligeramente más grandes que las hembras.

El escudete cefálico (Figuras 3.28 y 5.22) es estrecho y elongado, de contorno romboidal, y los osteodermos que lo componen no forman rosetas. El borde posterior

es agudo, más separado de la base de las orejas que en *Dasypus*, y presenta un surco occipital en forma de “V”. Anteriormente, los osteodermos toman forma irregular, pasando a articularse de manera laxa y a disponerse en líneas paralelas. La morfología del escudete cefálico difiere de aquella presente en *Dasypus*, como fue ilustrado por Frechkop y Yepes (1949), y por Kraft (1995).

El escudo escapular tiene el borde anterior redondeado. El número de bandas totalmente móviles varía entre nueve y once, siendo generalmente diez (Figura 5.21), más numerosas (Hamlett 1939; Wetzel y Mondolfi 1979; Vizcaíno 1995) y de longitud más corta que en *Dasypus*, posiblemente con ninguna o limitada movilidad entre las cuatro bandas anteriores, que parecen inmovilizadas entre ellas. La cola posee siete a once anillos, escasos y finos pelos, y es proporcionalmente tan larga como la de *D. kappleri* y *D. novemcinctus*, y mucho más larga que en las otras especies de *Dasypus*.

La morfología y ornamentación de los osteodermos son únicas en relación a todos los armadillos actuales (Figuras 3.28, 4.16, 4.17, 5.26, 5.27 y 5.29). No hay surco principal o radiales. En los osteodermos fijos los forámenes están dispuestos en un círculo central, formando una figura principal circular, con pequeños forámenes neurovasculares adentro. Una segunda hilera de forámenes forma un semicírculo posterior. El número total de forámenes es cerca de 30 en los osteodermos escapulares y 35 en los pélvicos, siendo algunos confluyentes con forámenes contiguos. Además, en los elementos pélvicos los forámenes son más grandes y lacerados. Los osteodermos semimóviles escapulares tienen un arco semicircular de forámenes en la parte media y por lo menos dos hileras de forámenes en el borde posterior. Los osteodermos semimóviles pélvicos y los móviles tienen anteriormente uno o dos grandes forámenes. En los primeros, los forámenes están distribuidos en una “V” invertida y su tamaño disminuye posteriormente. Los forámenes en los osteodermos móviles están dispuestos en dos líneas divergentes, las cuales están conectadas posteriormente en un arco semicircular. Forman una figura principal triangular, que está subdividida por una hilera de forámenes centrales. Además, dos o tres hileras más

se suman en el borde posterior. Esta característica, también presente en los elementos fijos, es una peculiaridad del taxon. El tamaño de los forámenes disminuye en sentido posterior. A pesar del mayor diámetro de los forámenes en relación a otros Dasypodini, aparentemente un único pelo sale de cada foramen.

Las escamas corneas son más gruesas que las de *Dasypus*, con bordes irregulares y numerosas perforaciones para que emerjan los pelos. Sobre cada osteodermo fijo hay una escama central y unas seis escamas periféricas, que también recubren parcialmente el osteodermo adyacente. En los osteodermos móviles, la figura principal está cubierta por una escama triangular y una circular, mientras que triángulos invertidos recubren las figuras periféricas de dos osteodermos adyacentes (Figura 4.16).

#### 4.5. Microestructura de los osteodermos

La microestructura de los osteodermos de los Dasypodini fue descripta previamente solamente para *D. novemcinctus* y *D. bellus* (Vickaryous y Hall 2006; Hill 2006; Wolf et al. 2011). En la presente tesis, se analizó por medio de técnicas paleohistológicas la microestructura de los osteodermos de *A. hondanus* (IGM 183862), *P. sulcatus* (CTES-PZ AT 04-45), *D. bellus* (UF 2478), *D. punctatus* (MCL 30371 y 30686), *D. novemcinctus* (MCL 30402 y 30431, fósiles; AAC 185, seco) y *D. hybridus* (AAC 188). También fueron estudiados ejemplares de los Dasypodinae *Stegosimpsonia* (Astegotheriini; fotos de desgates cedidas por M. R. Ciancio) y *Stegotherium variegatum* (Stegotheriini; AR 10-133), con el objetivo de conocer la microestructura de los osteodermos en taxones próximos a los Dasypodini. Por último, se analizó un espécimen de *Pachyarmatherium leiseyi* (UF 255211), cuya clasificación como Dasypodini no es aceptada en esta tesis (ver ítem 3.1).

En líneas generales, en los osteodermos de los Dasypodini se pueden reconocer tres capas óseas, con una disposición similar a la de otros Dasypodidae. Las capas externa y interna están conformadas por hueso compacto y la media presenta

cavidades con laminillas de organización concéntrica (Hill 2006; Krmpotic et al. 2009; Wolf et al. 2011). En relación a otros cingulados (Krmpotic et al. 2009; Ciancio 2010; Wolf et al. 2011), la capa media se encuentra mucho menos desarrollada, presentando cavidades que probablemente alojaron tejido glandular, folículos pilosos y tejido adiposo.

En los osteodermos fijos, se observa en la superficie interna un foramen que corresponde a un canal de ingreso neurovascular, cuyas ramificaciones son transmitidas a la periferia del osteodermo por canales secundarios y terciarios orientados radialmente (Hill 2006). En armadillos actuales, se observó que de cada foramen ubicado en el surco principal emerge un único pelo, el cual se encuentra asociado a tejido glandular (Hill 2006; Krmpotic et al. 2012). En *D. novemcinctus*, cada folículo piloso posterior (o terminal) está generalmente asociado a una glándula sudorípara (Hill 2006; Krmpotic et al. 2012). La porción externa de los osteodermos móviles presenta características similares a los osteodermos fijos. La región anterior (tecla) presenta un delgado córtex y contiene grandes cavidades rodeadas por laminillas concéntricas. Estas cavidades están ocupadas por médula ósea roja y/o amarilla y la variación en el desarrollo relativo de ambos tejidos puede ser estacional (Weiss y Wislocki 1956; Hill 2006; Krmpotic et al. 2009).

En *A. hondanus* (Figura 4.18A) la capa externa tanto del osteodermo fijo como del móvil es compacta. La capa media tiene escasas cavidades y es más compacta que en *Dasytus*. La capa interna está conformada por fibras de colágeno mineralizadas (fibras de Sharpey) con orientación principalmente longitudinal. Las cavidades que probablemente alojaron tejido glandular y folículos pilosos que desembocan en los surcos principales tienen forma bulbosa internamente y su conducto al exterior es relativamente estrecho. El osteodermo móvil estudiado no preservaba la región anterior.

En *P. sulcatus* (Figura 4.18B), así como en algunos otros fósiles analizados (e.g., *Dasytus bellus*), parte de la estructura interna no se encuentra en buen estado de conservación, posiblemente debido a factores diagenéticos. La capa media está menos

desarrollada que en *Dasypus* y presenta escasas cavidades, mientras que las capas externa e interna son más espesas que en los demás Dasypodini estudiados. En el osteodermo fijo, en un mismo corte se observan el canal de ingreso neurovascular y el gran foramen pilífero central, mucho más grande que las cavidades asociadas a los forámenes pilíferos laterales, corroborando la condición observada externamente en el taxón. En el osteodermo móvil, las cavidades presentes en la tecla están menos desarrolladas que en *Dasypus*. Se observa también el canal de ingreso neurovascular y los canales longitudinales de distribución de vasos y nervios.

En el osteodermo fijo y en el móvil de *D. bellus* (Figura 4.18C) también se identifican las tres capas descritas previamente. La capa media está muy desarrollada y posee grandes y numerosas cavidades, estando restringida a la zona central de los osteodermos. Los márgenes laterales parecen estar conformados solamente por tejido óseo compacto. La capa interna posee fibras mineralizadas (fibras de Sharpey) con una orientación principalmente longitudinal. Las cavidades del surco principal se extienden hasta el centro de la capa media, y tienen contornos internos redondeados. El osteodermo móvil tiene su superficie interna en gran parte degradada, pero las tres capas pueden observarse en su porción posterior. En esa región también se observan los forámenes para los folículos posteriores. Se observan también los canales de ingreso y de distribución neurovasculares. En la tecla, las grandes cavidades son conspicuas. El osteodermo del estuche caudal presenta las mismas capas, pero la media es homogénea y especialmente compacta. Las únicas estructuras observadas son algunas cavidades pilíferas superficiales.

En *D. punctatus* (Figura 4.18D) los osteodermos fijo y móvil son muy porosos, posiblemente debido a factores diagenéticos. Se identifican las tres capas óseas mencionadas y los numerosos forámenes pilíferos característicos de la especie. Se observan los canales neurovasculares en ambos elementos. El tamaño de la cavidad interna y de los forámenes pilíferos que se abren en los surcos principales son más equivalentes entre sí que en *A. hondanus*. Además, los forámenes pilíferos en el



borde posterior del osteodermo móvil son más profundos que en la especie referida. La tecla se encuentra incompleta pero igualmente, se observan grandes cavidades.

En los ejemplares frescos de *D. novemcinctus* (Figura 4.19A) es difícil definir el límite entre la capa media y la interna, pero se pueden reconocer algunas fibras de Sharpey en la última. En los osteodermos fijos, se observan las cavidades pilíferas en el surco principal, incluso en su porción posterior, y el canal ingreso neurovascular. En los osteodermos móviles, el córtex en la tecla es muy delgado y las cavidades son grandes. Igualmente se observan las cavidades pilíferas en los surcos principales y en el borde posterior, así como los canales neurovasculares. En el osteodermo semimóvil escapular desgastado se observó una capa media poco desarrollada; las cavidades pilíferas en el surco y en el borde posterior son similares a las de los osteodermos móviles. El mismo patrón fue observado en los osteodermos fósiles desgastados, pero éstos están parcialmente degradados, especialmente cerca de los bordes.

La estructura del osteodermo fijo, del semimóvil y del móvil de *D. hybridus* (Figura 4.19B) es similar a la de *D. novemcinctus* en lo que respecta las cavidades de la tecla, cavidades pilíferas en los surcos principales y canales neurovasculares. Difiere en que es particularmente difícil diferenciar la capa media de la interna, posiblemente debido al menor tamaño de los osteodermos.

La microestructura del osteodermo de *Stegosimpsonia* (Figura 4.19C) es marcadamente compacta, con una capa media poco desarrollada. Las cavidades que se abren en la superficie externa son profundas y tienen contornos internos subcirculares, mientras que las cavidades ubicadas en el borde posterior del osteodermo son anchas y poco profundas.

En *Stegotherium variegatum* (Figura 4.19D), se observó en los osteodermos desgastados una capa media poco desarrollada. En uno de los osteodermos no se distinguen las capas óseas características y solamente se identifican cavidades pilíferas en la mitad posterior. Otro osteodermo exhibe tres capas óseas, y presenta cavidades pilíferas cerca de los bordes. El último osteodermo difiere al tener varias

cavidades pilíferas amplias a lo largo de toda su longitud, incluso cerca de los bordes, ilustrando la gran variación morfológica presente en la coraza del taxon.

La morfología del osteodermo fijo de *Pa. leiseyi* (Figura 4.19E) difiere de aquella encontrada en los Dasypodini y corrobora la exclusión del taxón de este grupo, como manifestado en el ítem 3.1 de esta tesis. La capa externa e interna mantienen las características ya descritas, siendo la primera la más compacta y la segunda muy delgada, con fibras de Sharpey mineralizadas con una orientación longitudinal. Sin embargo, la capa media es proporcionalmente mucho más desarrollada, homogénea, con numerosas cavidades de pequeño tamaño. Las cavidades pilíferas del surco principal son amplias y llegan hasta la porción central de la capa media, al igual que el canal de ingreso neurovascular, que se ramifica radialmente.

---

## Capítulo 5

### Análisis Cladístico

---

Como fue mencionado en el Capítulo 1, numerosos estudios cladísticos basados en datos morfológicos y moleculares soportan la monofilia de Xenarthra y de sus tres principales subgrupos, i.e. Cingulata, Pilosa y Vermilingua (Engelmann 1978, 1985; De Jong et al. 1985; Van Dijk et al. 1999; Delsuc et al. 2001, 2002, 2004, 2012; Madsen et al. 2001; Murphy et al. 2001a, b; Gaudin 2004; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006, Gaudin y McDonald 2008; Billet et al. 2011). Los Xenarthra se habrían originado en América del Sur, durante el Cretácico según estimaciones basadas en relojes moleculares (Delsuc et al. 2004, 2012; Delsuc y Douzery 2008; Springer et al. 2011) (Figura 1.2), aunque su registro fósil es conocido solamente a partir del Paleoceno/Eoceno.

A pesar de que la monofilia de Cingulata sea ampliamente soportada, sus relaciones internas siguen siendo controvertidas. La división tradicional en Glyptodontoidea (Glyptodontidae y Palaeopeltidae) y Dasypodoidea (Dasypodidae, Peltephilidae y Pampatheriidae) fue corroborada por algunos estudios filogenéticos (e.g., De Iullis et al. 2000). Sin embargo, diversos otros trabajos apuntan a una mayor afinidad entre los pampaterios y los gliptodontes, que estarían anidados entre los armadillos (Engelmann 1978, 1985; Gaudin y Wible 2006; Porpino et al. 2009; Billet et al. 2011; Góis 2013), y algunos de ellos señalaron la parafilia de Dasypodidae *sensu lato* (Gaudin y Wible 2006; Porpino et al. 2009; Billet et al. 2011) (Figura 1.3).

Entre los Dasypodidae, los primeros cladogramas basados en datos morfológicos (Engelmann 1978, 1985) posicionaron a los Euphractinae como grupo

más basal, pero estudios filogenéticos morfológicos y moleculares posteriores encontraron a Dasypodinae en dicha posición (Delsuc et al. 2002, 2004, 2012; Gaudin y Wible 2006; Ciancio 2010; Billet et al. 2011) (Figuras 1.2 y 1.3). En cuanto a la relación entre sus tres tribus (Dasypodini, Stegotheriini y Astegotheriini), análisis basados en caracteres craneanos y postcraneanos encontraron un fuerte sustento al clado formado por *Dasypus* y *Stegotherium*, pero los Astegotheriini no fueron evaluados, dado que son conocidos casi exclusivamente por osteodermos aislados (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Billet et al. 2011). Los Astegotheriini fueron considerados solamente por Ciancio (2010), que incluyó a *Astegotherium* y *Stegosimpsonia*; ambos formaron el clado Dasypodinae junto a *Stegotherium* y *Dasypus*, pero el análisis no obtuvo una mayor resolución interna entre esos taxones.

A pesar de ser la base de la sistemática clásica de los Cingulata, los osteodermos fueron raras veces incluidos en estudios cladísticos (Carlini y Scillato-Yané 1996; Abrantes y Bergqvist 2006; Croft et al. 2007; Ciancio 2010; Castro et al. 2013a; Góis 2013; Castro et al. 2014a, b). Como se ha mencionado anteriormente, aquí se considera que una evaluación detallada de la variación morfológica existente entre las distintas porciones de la coraza permite la incorporación de caracteres relativos a los osteodermos y, consecuentemente, de taxones conocidos solamente a base de tales estructuras.

Durante el desarrollo de esta tesis se han publicado análisis filogenéticos parciales de los Dasypodini (Castro et al. 2013a, 2014a, b; Carlini et al. 2014). El presente análisis se basa parcialmente en esos trabajos, pero incluye a todas las especies de Dasypodini, extinguidas y actuales, formalmente descriptas y aquí consideradas válidas, además de proponer nuevos caracteres.

### 5.1. Grupo Interno y Grupo Externo

El objetivo primario del análisis es definir las relaciones internas de Dasypodini y, secundariamente, estudiar su relación con los Astegotheriini y

Stegotheriini. A base de eso, se definió como Grupo Interno (GI) a los Dasypodinae, que fue considerado monofilético por diversos análisis cladísticos previos, donde se pueden encontrar sus sinapomorfías (e.g., Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Castro 2009; Billet et al. 2011; Ciancio 2010).

Para representar a los Astegotheriini se ha seleccionado a *Stegosimpsonia* sp. (Eoceno temprano–tardío de la Argentina, Riochiquense y Casamayorensis); *Stegotherium* (Mioceno temprano–medio de la Argentina, Santacrucense y Colhuehuapense) representa a los Stegotheriini y combina la codificación de *S. tauberi* (González-Ruiz y Scillato-Yané 2008), que es la única especie que preserva restos craneanos y postcraneanos (Scott 1903-1904), y *S. variegatum*, empleado en los desgastes paleohistológicos. Los Dasypodini incluidos representan a todas las especies conocidas y consideradas válidas, a saber: *Anadasypus hondanus*, *A. aequatorianus*, *Pliodasypus vergelianus*, *Propaopus sulcatus*, *Cryptophractus pilosus*, *Dasypus bellus*, *D. punctatus* y las especies actuales *D. novemcinctus*, *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. kappleri*, *D. sabanicola* y *D. yepesi*. Sus correspondientes distribuciones geográficas y cronológicas están detalladas en el Capítulo 3.

Como grupo externo (GE) fue seleccionado *Peltephilus* (Oligoceno tardío–Mioceno medio de la Argentina, Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense) por preservar tanto el cráneo como partes de la coraza (Scott 1903-1904; González Ruiz et al. 2013), además de haber sido posicionado como el cingulado más basal, seguido por *Stegotherium* + *Dasypus*, en análisis filogenéticos previos (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Billet et al. 2011). Este taxón combina la codificación de *P. pumilus*, *P. strepens* y de *P. ferox* (ver González-Ruiz 2010 y González-Ruiz et al. 2012, 2013 para una revisión sistemática del género). En ese contexto, caracteres en que *Peltephilus* y el GI difieren no serán tratados, ya que pueden representar tanto autapomorfías como plesiomorfías del primero, y escapan a los objetivos propuestos.

## 5.2. Caracteres

Para la elección de los caracteres, fueron revisados diversos análisis filogenéticos anteriores que incluyeron a los Cingulata (Engelman 1978, 1985; Hill 2005; Abrantes y Berqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Croft et al. 2007; Porpino et al. 2009; Ciancio 2010; Billet et al. 2011; Babot et al. 2012; Carlini et al. 2014; Castro et al. 2013a, 2014a, b; Góis 2013). El proceso de definición de los caracteres pasó por los siguientes pasos: a) identificación de caracteres previamente propuestos que exhiben diferentes codificaciones entre los taxones que componen el GI; b) verificación de la efectiva presencia de estas variaciones en los materiales analizados; c) exclusión de los estados de carácter no aplicables y renumeración de los estados remanentes, si es necesario; d) exclusión de caracteres redundantes; e) reconocimiento de nuevos caracteres. En los casos en que se detectó una variación intraespecífica, el carácter fue codificado como polimórfico. Los caracteres referentes a la morfología del petroso propuestos por Babot et al. (2012) no fueron incluidos por la imposibilidad de polarización, una vez que fueron codificados como entradas faltantes para el GE del presente análisis (i.e., *Peltephilus*).

Así, 70 caracteres fueron codificados para el GI y el GE, resultado en la matriz OTU x carácter expuesta en el Apéndice 3. Constan de 39 caracteres relativos a características craneanas y mandibulares (caracteres #1 al 39), dos caracteres referentes al postcráneo (#40 y 41), y 29 referentes a la morfología de la coraza y de los osteodermos (#42 al 70). Del total, 20 caracteres son multiestado (marcados con \*) y sus estados fueron numerados según las morfoclinas numéricas, de posición o estructurales (Gaudin y Wible 2006). Se consideraron todos los caracteres y estados con pesos iguales.

Abajo se detallan los caracteres empleados y sus respectivos estados de carácter:

**\*1.** Número de dientes superiores: 5 (0); 6 (1); 7 (2); 8 (3); 9 (4). (Modificado de

Gaudin y Wible 2006, carácter 1) (Figura 5.1).

**\*2.** Número de dientes inferiores: 6 (0); 7 (1); 8 (2); 9 (3). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 2) (Figura 5.2).

**3.** Forma del proceso coronoides: alargado (0); corto (1). (Modificado de Billet et al. 2011, carácter 14) (Figura 5.3).

**4.** Extensión distal del proceso coronoides en relación al proceso condilar: dorsal o a mismo nivel (0); ventral (1). (Modificado de Billet et al. 2011, carácter 15) (Figura 5.3).

**\*5.** Forma del cóndilo mandibular en vista dorsal: estrecho, máximo largo antero-posterior más de una vez y media mayor que el máximo ancho (0); máximo ancho y máximo largo antero-posterior aproximadamente equivalentes (1); ancho, máximo ancho más de una vez y media mayor que el máximo largo antero-posterior (2). (Gaudin y Wible 2006, carácter 24) (Figura 5.4).

**6.** Forma de la superficie dorsal del cóndilo mandibular: transversalmente convexo (0); plano (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 27) (Figura 5.4).

**7.** Cóndilo mandibular: sésil (0); separado de la rama ascendente por un cuello marcado (1) (Figura 5.3).

**\*8.** Límite posterior del cóndilo mandibular en relación al proceso angular: anterior (0); ambos en el mismo nivel (1); posterior (2) (Figura 5.5).

**\*9.** Largo del hueso nasal: corto, < 25% de la longitud máxima del cráneo (0); ≥ 25% y < 30% de la longitud máxima del cráneo (1); ≥ 30% y < 35% de la longitud máxima

del cráneo (2); alargado,  $\geq 35\%$  de la longitud máxima del cráneo (3). (Gaudin y Wible 2006, carácter 37) (Figura 5.6).

**\*10.** Expansión lateral del maxilar anterior a la raíz del arco cigomático: ausente (0); poco desarrollada (1); muy desarrollada (2) (Figura 5.7).

**11.** Forma de la sutura entre el maxilar y el palatino: rectangular, con esquinas antero-laterales angulares (0); en forma de “U”, con esquinas antero-laterales redondeadas (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 55) (Figura 5.7).

**\*12.** Sutura palatina medial: plana (0); elevada, formando una cresta medial a lo largo de la mitad posterior de la sutura (1); elevada para formar una cresta medial a lo largo de toda la sutura (2). (Gaudin y Wible 2006, carácter 58) (Figura 5.8).

**13.** Foramen maxilar: distinto del foramen palatino caudal (0); unido en un surco con el foramen palatino caudal (1). (Billet et al. 2011, carácter 51) (Figura 5.9).

**14.** Participación del orbitoesfenoides en el foramen esfenopalatino/palatino caudal: presente (0); ausente (1). (Gaudin y Wible 2006, carácter 74) (Figura 5.9).

**15.** Cresta orbital para inserción muscular: ausente (0); presente (1). (Modificado de Billet et al. 2011, carácter 63) (Figura 5.9).

**16.** Proceso cigomático del maxilar: ausente o débil (0); formando la base anterior del arco cigomático (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 84) (Figura 5.10).

**\*17.** Altura del yugal: aproximadamente uniforme a lo largo de su longitud (0); alto máximo en la mitad anterior, más bajo posteriormente (1); alto máximo en la mitad posterior, más bajo anteriormente (2). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter



85) (Figura 5.10).

**18.** Proceso ventral del arco cigomático: ausente (0); presente como un proceso descendente alargado, latero-medialmente comprimido en la mitad posterior del yugal (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 86) (Figura 5.10).

**19.** Perfil del borde dorsal del arco cigomático en vista lateral: fuertemente cóncavo (0); aproximadamente recto y horizontal (1). (Modificado de Billet et al. 2011, carácter 69) (Figura 5.10).

**20.** Surco marcado para el tubo de Eustaquio (= tubo auditivo) en el basiesfenoides: ausente (0); presente (1). (Gaudin y Wible 2006, carácter 108) (Figura 5.8).

**21.** Foramen del canal transverso ubicado inmediatamente anterior al foramen oval: ausente (0); presente (1). (Modificado de Billet et al. 2011, carácter 83) (Figura 5.11).

**22.** Proceso entoglenoide: presente como una cresta marcada cerca de la sutura escamosal-aliesfenoide (típicamente contactando el ectotimpánico) (0); presente como en el estado (0) pero más agudo y largo (1). (Billet et al. 2011, carácter 86) (Figura 5.12).

**23.** Extensión medial del timpanohial: ausente (0); presente (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 128) (Figura 5.13).

**24.** Posición del ectotimpánico y de la fisura Glaseri: ectotimpánico posterior a la fosa glenoidea, fisura Glaseri bien posterior al foramen oval (0); ectotimpánico medial a la fosa glenoidea, fisura Glaseri inmediatamente posterior al foramen oval (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 106) (Figura 5.8).

**25.** Ancho del foramen magno en vista ventral: estrecho, con el ancho máximo menor o igual a la mitad del ancho máximo del occipucio (0); ancho, con el ancho máximo mayor que la mitad del ancho máximo del occipucio (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 159) (Figura 5.7).

**26.** En vista lateral, posición del foramen infraorbital en relación al borde anterior del lagrimal: foramen infraorbital anterior (0); foramen infraorbital al mismo nivel o posterior (1). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 2) (Figura 5.9).

**27.** Contorno dorsal del rostro en vista lateral: aproximadamente recto (0); sigmoideo (1). (Castro et al. 2013a, carácter 3) (Figura 5.10).

**\*28.** Largo de la serie dentaria superior en relación al largo del maxilar sobre el plano sagital: menor de 50% (0); 50–60% (1); 60–70% (2); mayor que 70% (3). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 4) (Figura 5.14).

**\*29.** Escotadura palatal posterior: larga y estrecha, definiendo una parábola cerrada (0); larga y ancha, definiendo una parábola abierta (1); corta y ancha, definiendo una parábola baja y abierta (2); recta (3). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 5) (Figura 5.14).

**30.** Ángulo palatal posterior, medido entre el punto más posterior de la sutura interpalatina y el borde medial libre más posterior de cada lado del paladar: menor de 80° (0); mayor de 80° (1). (Castro et al. 2013a, carácter 6) (Figura 5.14).

**31.** Borde postero-lateral del paladar fuertemente aquillado: ausente (0); presente (1). (Castro et al. 2013a, carácter 7) (Figura 5.14).

**32.** Condición del palatino: con suave cresta longitudinal y/o estrechamiento lateral (0); completamente plano (1). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 8) (Figura 5.14).

**\*33.** Largo del canal infraorbital en relación a la dimensión antero-posterior del lagrimal: menor que 40% (0); 40–60% (1); mayor que 60% (2). (Castro et al. 2013a, carácter 9) (Figura 5.15).

**34.** Índice rostral (i.e., longitud del rostro al nivel sagital en relación a la longitud máxima del cráneo) promedio:  $\leq 0,58$  (0);  $> 0,58$  (1) (Figura 5.15).

**\*35.** Superficie glenoidea: formando una fosa (0); plana y sin apófisis postglenoideo (1); plana y con apófisis postglenoideo (2) (Figura 5.16).

**36.** Posición del punto más lateral de la sutura fronto-parietal en relación al borde anterior del la fosa glenoidea en vista lateral: anterior (0); al mismo nivel (1) (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 96) (Figura 5.15).

**37.** Largo del entotimpánico osificado continuo respecto del largo del ectotimpánico: menos del 50% (0); más del 50% (1) (Figura 5.17).

**38.** Ancho del supraoccipital en relación a la sutura fronto-parietal en vista dorsal: supraoccipital más ancho (0); supraoccipital más angosto o del mismo ancho (1) (Modificado de Abrantes y Bergqvist 2006, carácter 3) (Figura 5.18).

**39.** Inclinación del plano occipital del cráneo en vista lateral: antero-dorsal a postero-ventral (0); aproximadamente vertical o postero-dorsal a antero-ventral (1). (Modificado de Gaudin y Wible 2006, carácter 158) (Figura 5.15).

**\*40.** Dígito V de la mano: totalmente desarrollado (0); reducido pero visible externamente (1); reducido y no visible externamente (2) (Figura 5.19).

**\*41.** Tubérculo fibular (= tubérculo peroneal de Jasinski y Wallace 2014) del calcáneo: ausente (0); poco desarrollado (1); grande y prominente (2) (Modificado de Abrantes y Bergqvist 2006, carácter 109) (Figura 5.20).

**\*42.** Número más frecuente (moda) de bandas completamente móviles, contadas en el lateral de la coraza: 7 (0); 8 (1); 9 (2); 10 (3); más de 10 (4) (Figura 5.21).

**\*43.** Surco occipital en el escudete cefálico: ausente (0); semicircular (1); aproximadamente recto (2); en forma de “V” (3) (Figura 5.22).

**44.** Quilla longitudinal en la figura principal de los osteodermos: ausente (0); presente (1). (Modificado de Carlini et al. 2014, carácter 19) (Figura 5.23).

**45.** Diferenciación de porciones de la coraza dorsal: coraza dorsal formada por bandas móviles y escudo pélvico (0); coraza dorsal formada por escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (1). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 2) (Figura 5.21).

**\*46.** Figuras en la superficie externa de los osteodermos: osteodermos sin figuras o muy pobremente definidas (0); osteodermos con figuras planas (1); osteodermos con figuras convexas (2). (Ciancio 2010, carácter 5) (Figura 5.24).

**47.** Textura de la superficie externa de los osteodermos: con numerosas puntuaciones (0); sin puntuaciones (1). (Modificado de Góis 2013, carácter 9) (Figura 5.23).

**48.** Márgenes de los escudos fijos de la coraza dorsal: lisos (0); aserrados (1). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 4) (Figura 5.25).

**49.** Dos hileras de forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos fijos y/o móviles: ausentes (0); presentes (1) (Figura 5.26).

**50.** Surco principal en los osteodermos fijos: ausente (0); presente (1) (Figura 5.26).

**51.** Forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos: restringidos a la mitad anterior (0); por todo el surco (1). (Castro et al. 2013a, carácter 11) (Figura 5.27).

**52.** Forámenes notablemente grandes, por lo menos en algunos osteodermos fijos: ausente (0); presente (1). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 12) (Figura 5.27).

**\*53.** Número de forámenes pilíferos en los osteodermos fijos: 5 o menos (0); al menos algunos osteodermos con más que 5 y menos que 17 (1); más que 17 (2). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 13) (Figura 5.27).

**\*54.** Surco principal de los osteodermos fijos: aproximadamente lageniforme (0); subcircular (1); ausente (2). (Modificado de Carlini et al. 2014, carácter 20) (Figura 5.27).

**55.** Contorno externo de los osteodermos fijos: mayormente cuadrangular o pentagonal (0); mayormente hexagonal (1). (Modificado de Carlini et al. 2014, carácter 21) (Figura 5.27).

**56.** Borde posterior de los osteodermos fijos: recto y/o en forma de “V” (0); redondeado (1). (Castro et al. 2014a, carácter 21) (Figura 5.27).

**57.** Distribución de la(s) figura(s) periférica(s) en los osteodermos fijos: solamente anterior y lateral (0); anterior, lateral y posterior (1). (Castro et al. 2014a, carácter 22) (Figura 5.28).

**58.** Surco radial en los osteodermos fijos: profundo (0); ausente o muy poco profundo (1). (Modificado de Castro et al. 2014a, carácter 25) (Figura 5.28).

**59.** Área de la figura principal de los osteodermos fijos: casi llegando a los bordes, ocupando más que el 80% del ancho a nivel medio (0); ocupando menos que el 80% del ancho a nivel medio (1) (Figura 5.28).

**\*60.** Figuras periféricas compartidas entre osteodermos fijos contiguos: ausentes (0); figuras laterales anteriores de 2 osteodermos contiguos formando una figura compuesta (1); figuras periféricas de 3 ó 4 osteodermos formando figuras compuestas, con un menor desarrollo de las figuras posteriores (2). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 11) (Figura 5.28).

**61.** Forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos: nunca en la intersección con el surco radial (0); por lo menos algunos osteodermos con uno o más forámenes en la intersección con el surco radial (1). (Castro et al. 2013a, carácter 14) (Figura 5.27).

**62.** Surco principal en los osteodermos móviles: ausente (0); presente (1) (Figura 5.29).

**63.** Surcos principales en la porción ornamentada de los osteodermos móviles: no unidos anteriormente en todos osteodermos (0); anteriormente conectados en por lo menos algunos osteodermos (1). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 15) (Figura 5.29).

**64.** Número de forámenes pilíferos en los surcos principales de los osteodermos móviles:  $\leq 13$  (0); por lo menos algunos osteodermos con más que 13 (1). (Modificado de Castro et al. 2013a, carácter 17) (Figura 5.29).

**65.** Número de forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos móviles: nunca más que 3 (0); por lo menos algunos osteodermos con 4 o más (1). (Castro et al. 2013a, carácter 18) (Figura 5.29).

**66.** Surcos principales de los osteodermos móviles: divergiendo y se van tornando confluyentes con los márgenes laterales (0); llegando al borde posterior del osteoderma (1). (Castro et al. 2014a, carácter 23) (Figura 5.30).

**67.** Uno o dos grandes forámenes en la parte anterior de la porción ornamentada de los osteodermos móviles: frecuentemente presente (0); ausente (1). (Carlini et al. 2014, carácter 20) (Figura 5.30).

**68.** Figuras laterales anteriores de los osteodermos móviles: ausentes (0); formando una figura compuesta con los osteodermos adyacentes (1). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 15) (Figura 5.30).

**69.** Ubicación de los forámenes pilíferos en los bordes de los osteodermos móviles: restringidos al borde posterior (0); sobre el margen posterior y lateral, sobrepasando la mitad del osteoderma (1). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 13) (Figura 5.30).

**70.** Morfología de las cavidades pilíferas del borde posterior observadas sobre el plano longitudinal de desgaste: cavidades delgadas y poco proyectadas hacia el interior del osteoderma (0); varias cavidades delgadas independientes superpuestas (1). (Modificado de Ciancio 2010, carácter 12) (Figura 5.31).

### 5.3. Parámetros de Búsqueda

La búsqueda fue llevada a cabo bajo el criterio de máxima parsimonia, empleando una búsqueda exacta (*implicit enumeration*) en el software Tree Analysis Using New Technology — TNT, versión 1.1 (Goloboff et al. 2003a, 2008). La regla de colapsado de ramas fue largo mínimo = 0 (*minimum length*). Para evaluar el soporte de los nodos se utilizó el *bootstrap*, cuyos valores están dados en diferencias de frecuencias (GC, 1.000 réplicas bajo *traditional search*; Goloboff et al. 2003b).

Existe una gran controversia en cuanto al ordenamiento de los caracteres multiestado, y la mayoría de los trabajos cladísticos recientes ha optado por tratarlos como no-ordenados (ver revisión de Grand et al. 2013). Hauser y Presch (1991) refutaron que el ordenamiento de los caracteres multiestado represente una hipótesis más informativa, que restringe el número de árboles igualmente parsimoniosos, o que aumenta su resolución (pero ver Wilkinson, 1992). Argumentaron también que, si el mejor criterio para acceder a la evolución de un carácter es su congruencia con otros caracteres, la práctica del ordenamiento de los caracteres multiestado es inapropiada.

Definir un carácter como ordenado (o aditivo) representa una hipótesis específica de relación evolutiva entre los estados que excluye a otras hipótesis posibles (Hauser y Presch 1991). Teniendo en cuenta que un carácter puede sufrir transformaciones no-lineales (Mabee 1989), ordenar un carácter *a priori* requiere un gran conocimiento de como éste ha evolucionado y un razonamiento explícito (e.g., transformaciones ontogenéticas) que lo justifique (Slowinski 1993), lo que parece prematuro para el grupo aquí estudiado. Así, en la presente tesis se asume que cada par de cambios entre estados son igualmente probables y se trata a los caracteres multiestado como no-ordenados.



#### 5.4. Resultados

Utilizando los parámetros de búsqueda enumerados, se obtuvo un único árbol más parsimonioso (MPT) de 136 pasos, IC = 0,69, IRe = 0,65, ICE = 0,4. Los caracteres que no fueron informativos para el análisis de parsimonia fueron excluidos para el cálculo de los dos primeros índices. La Figura 5.32 combina el cladograma obtenido a la distribución cronológica conocida para cada OTU (rectángulos negros), los nodos discutidos, y el *bootstrap* para los nodos en que supera el valor uno.

Abajo se describen los nodos y sus respectivas sinapomorfías:

**NODO A: Dasypodinae.** Representa el Grupo Interno del análisis. Su monofilia, que es una premisa del método, fue establecida por varios análisis previos, donde se puede encontrar sus sinapomorfías (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Castro 2009; Billet et al. 2011; Ciancio 2010). *Stegotherium* es el grupo hermano de los demás Dasypodinae analizados.

**NODO B: *Stegosimpsonia* + Dasypodini.** Este nodo está definido por seis sinapomorfías, a saber: superficie externa de los osteodermos sin puntuaciones (47: 0→1); presencia de surco principal en los osteodermos fijos (50: 0→1); ausencia de forámenes notablemente grandes en los osteodermos fijos (52: 1→0); figura principal de los osteodermos fijos aproximadamente lageniforme (54: 2→0); presencia de surco principal en los osteodermos móviles (62: 0→1); y ausencia de forámenes en la parte anterior de la porción ornamentada de los osteodermos móviles (67: 0→1).

**NODO C: Dasypodini.** En este análisis el clado está soportado por dos sinapomorfías: coraza dorsal formada por escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (45: 0→1); y no más que tres forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos móviles (65: 1→0).

**NODO D: *Anadasypus*.** Este clado une a las dos especies formalmente descritas de *Anadasypus*, *A. hondanus* y *A. aequatorianus*, y está definido por dos sinapomorfías: forámenes en el surco principal restringidos a la mitad anterior de los osteodermos fijos (51: 1→0); y borde posterior de los osteodermos fijos redondeado (56: 0→1).

**NODO E.** Este clado está conformado por los géneros *Pliodasypus*, *Propraopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus*. Está soportado por cuatro sinapomorfías: figura principal de los osteodermos fijos de forma subcircular (54: 0→1); contorno externo de los osteodermos fijos mayormente hexagonal (55: 0→1); figura(s) periférica(s) de los osteodermos fijos distribuidas anterior, lateral y posteriormente (57: 0→1); y surco principal de los osteodermos móviles llegando al borde posterior (66: 0→1).

**NODO F.** Este clado está conformado por los géneros *Propraopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus*. Está definido por una única sinapomorfía, que es la figura principal de los osteodermos fijos ocupando menos que el 80% del ancho a nivel medio (59: 0→1).

**NODO G.** Este clado une a los géneros *Cryptophractus* y *Dasypus*, y está soportado por tres sinapomorfías: expansión lateral del maxilar, anterior a la raíz del arco cigomático, muy desarrollada (10: 1→2); largo del canal infraorbital correspondiendo a entre el 40 y el 60% de la dimensión antero-posterior del lagrimal (33: 0→1); y por lo menos algunos osteodermos móviles con cuatro o más forámenes pilíferos en el borde posterior (65: 0→1).

**NODO H. *Dasypus*.** Este clado une a todas las especies de *Dasypus* consideradas válidas en esta tesis y está definido por dos sinapomorfías: proceso entoglenoide presente como una cresta marcada cerca de la sutura escamosal-aliesfenoide, típicamente contactando el ectotimpánico (22: 1→0); y largo de la serie dentaria superior entre el 60 y el 70% del largo maxilar sobre el plano sagital (28: 0→2).

**NODO I.** Está conformado por todas las especies de *Dasypus* menos *D. septemcinctus* y está definido por una única sinapomorfía: cóndilo mandibular separado de la rama ascendente por un cuello marcado (7: 0→1).

**NODO J.** Une a todas las especies de *Dasypus* excepto *D. septemcinctus* y *D. hybridus*. Está definido por una única sinapomorfía: número más frecuente de bandas completamente móviles igual a nueve (42: 0→2).

**NODO K.** Este clado une a *D. novemcinctus*, *D. sabanicola*, *D. yepesi*, *D. kappleri* y *D. punctatus*, o sea, todas las especies de *Dasypus* excepto *D. septemcinctus*, *D. hybridus* y *D. bellus*. Está soportado por una única sinapomorfía, que es el contorno dorsal sigmoideo del rostro en vista lateral (27: 0→1).

**NODO L.** Este clado une a *D. sabanicola*, *D. yepesi*, *D. kappleri* y *D. punctatus* y está definido por una única sinapomorfía: número más frecuente de bandas completamente móviles igual a ocho (42: 2→1).

**NODO M.** Este clado está formado por *D. yepesi*, *D. kappleri* y *D. punctatus*, y tres sinapomorfías lo soportan: altura del yugal aproximadamente uniforme a lo largo de su longitud (17: 0→1); largo de la serie dentaria superior mayor que el 70% del largo maxilar sobre el plano sagital (28: 2→3); y borde postero-lateral del paladar fuertemente aquillado (31: 0→1).

**NODO N.** Este clado une a *D. kappleri* y *D. punctatus* y está definido por una única sinapomorfía: hueso palatino completamente plano (32: 0→1).

A continuación se enumeran las autapomorfías presentes en el análisis, siendo que los caracteres subrayados fueron establecidos *a priori* como autapomórficos. Aunque no contribuyan para el análisis de parsimonia, se optó por mantenerlos por su

valor diagnóstico y por su potencial relevancia para estudios cladísticos que empleen otro muestreo taxonómico. Para los Dasypodini, estas características están incorporadas en las diagnósis (Capítulo 3) y/o en las descripciones (Capítulo 4) de cada taxón.

***Stegotherium*.** Proceso coronoides ventral al proceso condilar (carácter 4, estado 1); sutura palatina mediana elevada formando una cresta medial a lo largo de toda la sutura (carácter 12, estado 2); foramen maxilar unido en un surco al foramen palatino caudal (carácter 13, estado 1); altura máxima del yugal en la mitad posterior, más angosto anteriormente (carácter 17, estado 2); proceso ventral del arco cigomático presente como un proceso descendente alargado, latero-medialmente comprimido en la mitad posterior del yugal (carácter 18, estado 1); presencia de un surco marcado para el tubo de Eustaquio (carácter 20, estado 0); presencia de dos hileras de forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos fijos y/o móviles (carácter 49, estado 1); más de 17 forámenes pilíferos en los osteodermos fijos (carácter 53, estado 2); forámenes pilíferos ubicados sobre el margen posterior y lateral, sobrepasando la mitad del osteodermo (carácter 69, estado 1); y varias cavidades pilíferas delgadas independientes superpuestas (carácter 70, estado 1).

***Stegosimpsonia* sp.** Por lo menos algunos osteodermos fijos con más de 5 y menos de 17 forámenes pilíferos (carácter 53, estado 1), y figura principal de los osteodermos fijos ocupando menos que el 80% del ancho a nivel medio (carácter 59, estado 1).

***Anadasypus aequatorianus*.** Por lo menos algunos osteodermos fijos con más de 5 y menos de 17 forámenes pilíferos (carácter 53, estado 1).

***Pliodasypus vergelianus*.** Superficie externa de los osteodermos con figuras planas (carácter 46, estado 1).

***Propraopus sulcatus***. Altura del yugal aproximadamente uniforme a lo largo de su longitud (carácter 17, estado 1); escotadura palatal posterior larga y ancha (carácter 29, estado 1); márgenes de la coraza dorsal aserrados (carácter 48, estado 1); forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos restringidos a la mitad anterior (carácter 51, estado 0); presencia de forámenes notablemente grandes en por lo menos algunos osteodermos fijos (carácter 52, estado 1); y forámenes en el surco principal de los osteodermos fijos nunca ubicados en la intersección con el surco radial (carácter 63, estado 0).

***Cryptophractus pilosus***. Número más frecuente de bandas completamente móviles igual a diez (carácter 42, estado 3); presencia de dos hileras de forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos fijos y/o móviles (carácter 49, estado 1); ausencia de surco principal en los osteodermos fijos (carácter 50, estado 0); ausencia de surco principal en los osteodermos móviles (carácter 62, estado 0); y uno o dos grandes forámenes en la parte anterior de la porción ornamentada de los osteodermos móviles frecuentemente presentes (carácter 67, estado 0).

***Dasyopus septemcinctus***. Largo del canal infraorbital mayor que el 60% de la dimensión antero-posterior del lagrimal (carácter 33, estado 2).

***Dasyopus hybridus***. Sutura palatina elevada para formar una cresta medial a lo largo de su mitad posterior (carácter 12, estado 1) y surco occipital en el escudete cefálico aproximadamente recto (carácter 43, estado 2).

***Dasyopus bellus***. Proceso entoglenoide presente como una cresta aguda y larga cerca de la sutura escamosal-aliesfenoide, típicamente contactando el ectotimpánico (carácter 22, estado 1); tubérculo fibular del calcáneo poco desarrollado (carácter 41, estado 1); y por lo menos algunos osteodermos con más que 13 forámenes pilíferos en los surcos principales de los osteodermos móviles (carácter 64, estado 1).

***Dasybus novemcinctus*.** Largo del hueso nasal entre el 30% y el 35% de la longitud máxima del cráneo (carácter 9, estado 2); y índice rostral promedio mayor que 0,58 (carácter 34, estado 1).

***Dasybus sabanicola*.** Nunca más que cinco forámenes pilíferos en los osteodermos fijos (carácter 53, estado 0); y surco principal anteriormente libres en todos los osteodermos móviles (carácter 63, estado 0).

***Dasybus yepesi*.** Sutura palatina elevada para formar una cresta medial a lo largo de su mitad posterior (carácter 12, estado 1); y nunca más que tres forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos móviles (carácter 65, estado 0).

***Dasybus kappleri*.** Sutura rectangular entre el maxilar y el palatino, con esquinas antero-laterales angulares (carácter 11, estado 0); largo de la serie dentaria superior entre el 50% y el 60% del largo maxilar sobre el plano sagital (carácter 28, estado 1); y presencia de forámenes notablemente grandes en por lo menos algunos osteodermos fijos (carácter 52, estado 1).

***Dasybus punctatus*.** Límite posterior del cóndilo mandibular posterior al proceso angular (carácter 8, estado 2); foramen infraorbital anterior al borde anterior del lagrimal (carácter 26, estado 0); ángulo palatal posterior menor que 80° (carácter 30, estado 0); y por lo menos algunos osteodermos móviles con más que 13 forámenes pilíferos en los surcos principales (carácter 64, estado 1).

En cuanto a la medida de soporte de las ramas, excepto en el nodo B, los valores de *bootstrap* se mostraron bajos. Esto está relacionado al gran número de entradas faltantes (aproximadamente un 23% de la matriz OTU x carácter; Apéndice 3), lo que representa un problema común a los análisis filogenéticos que involucran a

taxones cuyos materiales están incompletos (Kearney y Clark 2003). El incremento en los valores de *bootstrap* puede ser verificado al excluirse las OTUs representadas solamente por osteodermos aislados (i.e., *Stegosimpsonia*, *A. aequatorianus* y *Pliodasypus*), las cuales poseen entre un 63% y un 73% de entradas faltantes.

Dos tests paralelos fueron llevados a cabo. En el primero, se restringió el análisis a los caracteres cráneo-mandibulares y postcraneos (del #1 al 41); ningún nodo fue establecido. En el segundo test, se utilizó solamente los caracteres de coraza y osteodermos (del #42 al 70), resultando solamente en la separación de *Stegotherium* de los demás Dasypodinae (nodo B). Eso indica que la adopción de ambas clases de caracteres es fundamental para establecer las relaciones más sólidas entre los Dasypodinae analizados.

### 5.5. Discusión de los Resultados

Como fue previamente mencionado, diversos estudios filogenéticos basados en la morfología de cráneo y postcráneo (Engelmann 1978, 1985; Abrantes y Bergqvist 2006; Gaudin y Wible 2006; Billet et al. 2011) encontraron fuerte sustento al clado formado por *Stegotherium* y *Dasypus*. Sin embargo, excepto por Ciancio (2010), los Astegotheriini no habrían sido evaluados, dado que son conocidos principalmente por osteodermos aislados. En el MPT obtenido en el presente análisis, *Stegosimpsonia* sp. (Astegotheriini) resultó ser más próximamente relacionado a los Dasypodini que *Stegotherium* (**odos A y B**). El clado está bien soportado por seis sinapomorfías relativas a los osteodermos, que incluyen la textura de la superficie externa, la ausencia de grandes forámenes anteriores, la presencia de surcos principales y de figuras lageniformes en los elementos fijos. Por otro lado, *Stegotherium* comparte con el GE (i.e., *Peltephilus*) diversas características relativas a la coraza y osteodermos. Asimismo, es necesario ampliar el muestreo taxonómico de los Astegotheriini para determinar de manera adecuada sus relaciones con los demás Dasypodinae. Considerando la amplia distribución cronológica y variedad

morfológica que poseen, es posible que los Astegotheriini formen un grupo parafilético que congregue a los Dasypodinae basales, pero contemplar esta hipótesis excede a los objetivos de la presente tesis, y de hecho el material con que se cuenta es muy fragmentario.

La monofilia de los Dasypodini (**nodo C**) es corroborada en el análisis. Está soportado por la presencia de hasta tres forámenes pilíferos en el borde posterior de los osteodermos móviles y por la división de la coraza dorsal en escudo escapular, bandas móviles y escudo pélvico (mientras que los otros taxones no tienen escudo escapular). Las dos especies del género *Anadasypus* forman un clado (**nodo D**), unido por los forámenes del surco principal restringidos a la mitad anterior de los osteodermos fijos y por el borde posterior redondeado de los osteodermos fijos.

El **nodo E** une a los Dasypodini post-miocénicos, i.e., *Pliodasypus*, *Propaopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus*. Se caracterizan por los osteodermos fijos mayormente hexagonales, con figura principal subcircular y figura(s) periférica(s) distribuida(s) en los bordes anterior, lateral y posterior, además de tener el surco principal de los osteodermos móviles llegando al borde posterior, características más derivadas que las presentes en *Anadasypus*.

A su vez el **nodo F**, que reúne a los géneros *Propaopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus*, está definido únicamente por la presencia de una figura principal menor, que ocupa menos que el 80% del ancho de los osteodermos fijos a nivel medio. El **nodo G** contiene a los géneros *Cryptophractus* y *Dasypus*, y está soportado por tres sinapomorfías, siendo dos craneanas (expansión lateral del maxilar anterior a la raíz del arco cigomático muy desarrollada, y largo del canal infraorbital entre el 40 y el 60% de la dimensión antero-posterior del lagrimal) y una relativa a los osteodermos móviles (por lo menos algunos de ellos con cuatro o más forámenes pilíferos en el borde posterior). La posición filogenética basal de “*Dasypus pilosus*” en relación a los demás *Dasypus*, además de sus numerosas autapomorfías (ver arriba), llevaron a Castro et al. (2014b) a reconocer su identidad genérica diferente de *Dasypus* y



revalidar el epíteto genérico original de la especie, de modo que su nombre válido es *Cryptophractus pilosus*.

El **nodo H** une a todas las especies de *Dasypus*, tanto extinguidas como actuales, y está definido por dos sinapomorfías craneanas (proceso entoglenoide presente como una cresta marcada y largo de la serie dentaria superior entre el 60% y el 70% del largo sagital del maxilar). Considerando que el concepto original de *Dasypus* propuesto por Linnaeus (1758) incluía a *D. novemcinctus* y a *D. septemcinctus*, y transponiendo este concepto a su cladograma, Castro et al. (2014b) propusieron una definición para el género basada en el nodo (*node-based*), de modo que *Dasypus* sería el grupo que incluye el último ancestro común de ambas especies y todos sus descendientes.

El **nodo I a L** excluyen respectivamente a *D. septemcinctus*, *D. hybridus*, *D. bellus* y *D. novemcinctus*, y están pobremente soportados por una única sinapomorfía cada uno (ver arriba). El **nodo M**, que reúne a *D. yepesi*, *D. kappleri* y *D. punctatus*, está definido por tres sinapomorfías craneanas (altura del yugal aproximadamente uniforme a lo largo de su longitud, largo de la serie dentaria superior mayor que el 70% del largo sagital del maxilar, y borde postero-lateral del paladar fuertemente aquillado). A su vez, el **nodo N**, que une a *D. kappleri* y *D. punctatus*, está definido por una sola sinapomorfía (hueso palatino completamente plano). Considerando la posición anidada de *D. kappleri* entre las especies del subgénero *Dasypus* (*Dasypus*), el subgénero *Hyperoambon* (que contiene solamente a esa especie) no sería válido por ser sinónimo del primero.

### 5.6. Consistencia Estratigráfica y Tiempos de Divergencia

El índice de consistencia estratigráfico (ICE) refleja la congruencia entre un dado cladograma y el registro fósil, que se estima por la proporción de nodos estratigráficamente consistentes en la topología. Cada nodo es datado por el registro más antiguo de los taxones que contiene. Un nodo es considerado estratigráficamente

consistente si es más reciente, o tiene la misma edad, que el nodo inmediatamente inferior (Hammer y Harper 2006). Para su cálculo en el presente análisis, se utilizó el cladograma y la distribución cronológica conocida de las OTU's exhibidos en la Figura 5.32. El ICE resultante es relativamente bajo ( $= 0,4$ ), y se debe a la incongruencia planteada por tres taxones: *Stegosimpsonia* sp., *D. bellus* y *D. punctatus*, como se discute en el Capítulo 6.

Con el propósito de estimar y visualizar gráficamente el tiempo de divergencia de los nodos, se empleó la herramienta Stratigraphic Tools (Josse et al. 2006) del programa Mesquite (Maddison y Maddison 2010). La ubicación de cada nodo fue definida según el registro más antiguo de sus miembros. El largo mínimo definido tanto para las ramas terminales como para las ramas internas fue de 0,1 Ma. La escala temporal adoptada es la Escala Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al. 2013). El resultado se muestra en la Figura 5.33. La discusión acerca de los tiempos de divergencia de los clados se encuentra en el Capítulo 6.

Teniendo en cuenta que la sumatoria de los cingulados extinguidos es mucho mayor que los actuales, los estudios filogenéticos basados en datos morfológicos tienen un rol fundamental para aumentar el conocimiento acerca de la evolución del grupo, una vez que permiten incorporar la diversidad fósil (Gaudin y McDonald 2008). En ese sentido, al incluir diversos caracteres relativos a la morfología de la coraza y de los osteodermos, el presente análisis cladístico incluyó a taxones conocidos solamente por estos elementos, como es el caso de *Stegosimpsonia* sp., *A. aequatorianus* y *Pl. vergelianus*. Además, esta clase de caracteres fue el responsable de la resolución de diversos nodos del análisis. Sin embargo, en trabajos futuros sería interesante agregar datos moleculares y/o caracteres relativos a las partes blandas para las especies vivientes, a fin de complementar o contrastar los resultados aquí obtenidos.

---

## Capítulo 6

### Discusión

---

#### 6.1. Aspectos Sistemáticos

Entre los principales resultados sistemáticos producidos a lo largo del desarrollo de la presente tesis (Capítulo 3) está la descripción de dos nuevas especies de Dasypodini: 1) *Anadasypus aequatorianus*, para el Mioceno tardío de Ecuador (Carlini et al. 2014). Juntamente con *A. hondanus* (Mioceno medio de Colombia; Carlini et al. 1997), corresponden a los restos más antiguos de la tribu conocidos hasta el momento. Ambas especies comparten con los Astegotheriini la ausencia en los osteodermos fijos de figuras periféricas postero-laterales y posteriores (presentes en los Dasypodini post-miocénicos). Además, *A. hondanus* presenta en los osteodermos fijos una figura principal lageniforme, con quilla longitudinal, características interpretadas como plesiomórficas; 2) también se describió el género monoespecífico *Pliodasypus* para el Plioceno medio de Venezuela (Castro et al. 2014a). Éste corresponde al primer registro inequívoco de Dasypodini para ese lapso en América del Sur, además de ser relevante desde un punto de vista biogeográfico, debido a la proximidad geográfica y cronológica al istmo de Panamá, y a la fase de mayor intervención de linajes del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Vucetich et al. 2010; Zurita et al. 2011). Junto a *A. aequatorianus*, la descripción de *Pliodasypus vergelianus* contribuye a completar un hiato de casi 10 Ma previamente existente en el conocimiento paleontológico del grupo, entre el registro de *A. hondanus* (ca. 12,4 Ma) y los registros más antiguos de *Propraopus* (estimados en 2,58 Ma, inicio del Pleistoceno).

La revisión del género *Propraopus* también representa otro aporte en el avance

de la sistemática de los Dasypodini producto de esta tesis (Castro et al. 2013b). La composición específica del género, que es reconocido en diversos sitios del Pleistoceno al Holoceno temprano de América del Sur, era un tema controvertido en la literatura hacía décadas. Luego del análisis cualitativo y cuantitativo de numerosos ejemplares procedentes de diversas localidades, se favoreció la sinonimización entre *P. sulcatus* y *P. grandis*, siendo el primer el nombre válido por su prioridad nomenclatural. *Propraopus magnus* probablemente también sea un sinónimo, ya que presenta tamaño y morfología concordantes a *P. sulcatus*, pero un análisis más profundo de materiales más completos, debidamente preparados, es esencial para determinar su sinonimia.

Además, se revalidó el género *Cryptophractus* para separar a “*Dasypus*” *pilosus* de los demás *Dasypus* (Castro et al. 2014b). Esta enigmática especie, endémica del los Andes peruanos, exhibe características distintivas (denso pelaje, mayor número de bandas móviles y cráneo más alargado) que previamente habían generado dudas en cuanto a su status taxonómico, como un género o como un subgénero. La descripción provista por Castro et al. (2014b) remarca otras diferencias morfológicas de la especie en el escudete cefálico, en la mandíbula y dientes, y en la ornamentación de sus osteodermos. Su asignación a un género diferente de *Dasypus* se basa en estas características y en su posición filogenética externa a los demás *Dasypus*, corroborada en el análisis cladístico aquí presentado (Figura 5.32).

También se concluyó que tanto *Pachyarmatherium* como *Eocoleophorus*, taxones con afinidad incierta previamente asignados a Dasypodini, no pertenecen a la tribu. Ambos géneros difieren morfológicamente de los Dasypodini en diversas características, especialmente en cuanto a las sinapomorfías del grupo.

A pesar de diversos trabajos recientes (Carlini y Scillato-Yané 1999; Carlini et al. 2008b, c; Ciancio et al. 2013; Carlini et al. 2014; Castro et al. 2014a), los armadillos procedentes de depósitos del Paleógeno, Mioceno y Plioceno de áreas tropicales y subtropicales aún son escasos. Además, como reconocieron Gaudin y McDonald (2008), más estudios de taxonomía  $\alpha$  son necesarios para los Xenarthra,

especialmente para los géneros y especies extinguidos. Consecuentemente, los resultados sistemáticos aquí descriptos contribuyen en completar y ampliar el conocimiento del grupo.

## 6.2. Aspectos Ecomorfológicos

Como fue remarcado en la descripción anatómica comparativa (Capítulo 4), el cráneo de los Dasypodini se destaca por tener un rostro alargado, con la serie dental relativamente corta, formada por dientes pequeños y de complejidad de cúspides reducida, la articulación glenoidea es plana, y las hemimandíbulas son reducidas, unidas por una sínfisis laxa. Estas características, sumadas a otras (e.g., mayor variabilidad en el número de dientes, olfato desarrollado, musculatura mandibular reducida) fueron relacionadas a sus hábitos alimentarios (Moeller 1968; Wetzel y Mondolfi 1979; Smith y Redford 1990; Charles et al. 2013).

Como indican los contenidos estomacales de *D. sabanicola* y de *D. novemcinctus*, la dieta de *Dasypus* está compuesta mayormente por insectos, con mayor proporción de hormigas y termitas en América del Sur, y con tendencias generalistas/omnívoras en América del Norte (Mondolfi 1967; McBee y Baker 1982; Smith y Redford 1990). Esta plasticidad en la dieta probablemente favoreció a que *Dasypus* ocupara distintos biomas y tuviera una distribución tan amplia. La presencia de algunas de las características cráneo-mandibulares mencionadas son aún más marcadas en *Cryptophractus pilosus*: el índice rostral es más elevado, los dientes diminutos ocupan una pequeña parte del maxilar y de la mandíbula, posiblemente sin relevancia funcional, hay un gran número de alvéolos dentarios cerrados y el cóndilo mandibular es sésil, lo que indica que la especie tendría hábitos más marcadamente mirmecófagos.

Otra característica peculiar de los Dasypodini, observada en *Dasypus* e inferida para los representantes extinguidos, es la disparidad entre la madurez sexual y la madurez esquelética. Como fue mencionado anteriormente, a diferencia de la mayoría de los mamíferos, *D. novemcinctus* y *D. hybridus* alcanzan la edad adulta sin

el recambio total a la dentición definitiva. Además, las epífisis de los huesos largos y las suturas basicraneanas (i.e., basioccipital-basiesfenoides y basiesfenoides-presfenoides) permanecen abiertas en individuos con talla adulta y sexualmente maduros, de modo que su empleo para determinar la edad en *Dasypus* se ha mostrado inadecuado, especialmente para individuos jóvenes (Ciancio et al. 2010). *Dasypus novemcinctus* llega a su tamaño adulto aproximadamente a los seis meses y es sexualmente maduro al año de edad (Martin 1916). Las crías también son consideradas precoces porque nacen con los ojos abiertos, caminan a las pocas horas y salen en expediciones por comida a las pocas semanas de vida (Talmage y Buchanan 1954; McBee y Baker 1982).

El esqueleto postcraneano por lo general exhibe distintas adaptaciones a la excavación: articulaciones xenartrales en las vértebras (Gaudin y Biewener 1992), marcado desarrollo de la fosa escapular posterior y del proceso para el teres mayor en la escápula (Monteiro y Abe 1999; Monteiro 2000), gran desarrollo de las crestas deltopectoral y supinatoria, bien como la presencia de un gran foramen entepicondilar, en el húmero, el largo proceso olecraneano de la ulna (Miles 1941), tercer trocánter en el fémur, y fusión proximal y distal entre la tibia y la fíbula (Vizcaíno y Milne 2002). Sin embargo, en cuanto a los hábitos fosoriales, los Dasypodini fueron clasificados como animales que frecuentemente excavan, pero para los cuales tal actividad no es esencial en su estrategia alimentaria (Vizcaíno et al. 1999).

### 6.3. Aspectos Evolutivos y Biogeográficos

Como se puede observar en los cladogramas de las Figuras 5.32 y 5.33, la posición filogenética de *Stegosimpsonia* como grupo hermano de los Dasypodini implica que las tres tribus de Dasypodinae (Astegotheriini, Stegotheriini y Dasypodini) ya habrían divergido en el Eoceno medio (Casamayorenses), aproximadamente 45 Ma atrás. Coincidentemente, el registro más antiguo conocido para los Stegotheriini data del Eoceno tardío (Mustersense; Carlini et al. 2010),

resultando un linaje fantasma corto, de alrededor de 5 Ma, para esta tribu. Por otro lado, el linaje fantasma para los Dasypodini, cuyo registro más antiguo es en el Mioceno medio (Laventense), sería de por lo menos 25 Ma.

Teniendo en cuenta que los Dasypodinae representan un linaje basal de armadillos (Guadin y Wible; Delsuc et al. 2012; Ciancio 2010; Figuras 1.2 y 1.3), su separación en relación a las otras subfamilias de Dasypodidae (i.e. Euphractinae+Tolypeutinae+Chlamyphorinae) sería anterior. A base de relojes moleculares, se ha estimado que esta divergencia se dio entre el Eoceno medio y el Eoceno tardío (Delsuc et al. 2004, 2012; Delsuc y Douzery 2008; Figura 1.2). Concordantemente, Carlini y Zurita (2010) propusieron que los dasipodinos y los eufRACTINOS se habrían separado por lo menos en el Eoceno medio (ca. 42 Ma). De ese modo, la estimación aquí presentada es más antigua que las previamente existentes. Sin embargo, como se ha mencionado, considerando la posible parafilia de los Astegotheriini, un mayor muestreo de ese grupo, incluyendo a las formas más derivadas, es necesario para tener un panorama adecuado de la cladogénesis y de los tiempos de divergencia de los subgrupos de Dasypodinae. En ese sentido, en el caso hipotético que un astegoterino (e.g., *Nanoastegotherium*, que es el registro más reciente de Astegotheriini y está presente en la misma localidad donde los Dasypodini son registrados por primera vez; Carlini et al. 1997), resulte ser el grupo hermano de los Dasypodini, el tiempo de divergencia de la tribu puede llegar a extenderse hasta el Mioceno medio.

A partir del Oligoceno tardío, las temperaturas globales experimentan un incremento, culminando en el Óptimo Climático del Mioceno. En ese contexto, asociados a ambientes de selva húmeda, se registran los primeros Dasypodini en bajas latitudes: *Anadasypus hondanus* en el Mioceno medio de Colombia (ca. 12,5 Ma) y *A. aequatorianus* en el Mioceno tardío de Ecuador (ca. 9 Ma) (Figura 3.4). En el mismo lapso también se registran Astegotheriini y Tolypeutinae en bajas latitudes, mientras que para la misma época se registran Stegotheriini, Euphractini, Eutatini y Peltephilidae en los depósitos patagónicos, siendo estos grupos ausentes en bajas latitudes en este tiempo (Carlini et al. 1997, 2014; Castro et al. 2011a). Esa diferencia en términos de

distribución biogeográfica de los Dasypodidae corrobora que el provincialismo moderno de América del Sur estaba presente al menos desde hace 13 Ma, cuando las condiciones climáticas en los trópicos deben haber sido menos afectadas por la zonación climática evidente en la parte sur de América del Sur (Madden et al. 1997; Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006; Croft et al. 2007).

Luego de aproximadamente 6 Ma en que no se conocen fósiles de Dasypodini, se registra *Pliodasypus vergelianus* en el Plioceno medio de Venezuela (ca. 3,5 Ma). El registro subsecuente es de *Dasypus bellus* en el Plioceno tardío (Blanquense; 2,6–2,2 Ma) de altas latitudes de América del Norte (Figura 3.12), seguido por registros de *Propraopus sulcatus* en el Pleistoceno temprano (Ensenadense) de numerosas localidades de América del Sur. Estas tres especies de grande porte siguen una tendencia general de incremento en tamaño observada en la fauna a partir del Plioceno medio, cuando los ciclos de glaciación confirieron una fuerte estacionalidad a los ambientes sudamericanos.

Teniendo en cuenta la estimación de edad más antigua de los registros de *D. bellus* (i.e., 2,6 Ma) y un largo mínimo de rama de 0,1 Ma (Figura 5.33), la posición de esta especie en el cladograma lleva el tiempo mínimo de divergencia del clado que incluye a *Propraopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus* (nodo F en la Figura 5.32) a 3 Ma, en el Plioceno tardío. Considerando la distribución geográfica de *Pliodasypus*, se puede inferir que este clado se habría diferenciado en bajas latitudes de América del Sur. Aunque los depósitos datados que contienen *Propraopus* son escasos, si se considera que su registro más antiguo es en el inicio del Pleistoceno (i.e., 2,58 Ma), el linaje fantasma de este género es bastante corto, alrededor de 0,4 Ma. Por otro lado, *Cryptophractus* y la mayoría de las especies de *Dasypus* cuentan solamente con registros holocénicos, resultando en linajes fantasmas de casi 3 Ma. Basado en un tiempo de divergencia de  $11 \pm 2$  Ma entre *D. novemcinctus* y *D. kappleri*, Delsuc et al. (2012) propusieron que el origen de *Dasypus* se habría dado en el Mioceno tardío, luego de la divergencia de *Anadasypus* (*A. hondanus*), contrastando con la evidencia fósil actualmente disponible. Como *Dasypus* es el único representante viviente de la



tribu, fue el único Dasypodini muestreado por Delsuc et al. (2012) en su análisis filogenético. Así, es posible que el tiempo de divergencia encontrado por esos autores, que es aproximadamente equivalente a los primeros registros fósiles conocidos para la tribu, en verdad represente una estimación para el surgimiento de clados más basales de Dasypodini, o hasta el surgimiento de la tribu misma (Castro et al. 2014a).

De la misma manera, la distribución cronológica de *D. punctatus* (Pleistoceno tardío; Lujanense) y su posición derivada en el cladograma obtenido implica que el tiempo mínimo de divergencia del clado que también incluye a *D. novemcinctus*, *D. sabanicola*, *D. yepesi* y *D. kappleri* (nodo K en la Figura 5.32) es en el Pleistoceno Medio, aproximadamente 0,4 Ma atrás. Esta edad es corroborada por registros de *D. novemcinctus* en el Pleistoceno tardío (Lujanense) de Brasil y de Uruguay (Paula-Couto 1983; Vizcaíno et al. 1995), y por registros de *D. sabanicola* en el Pleistoceno tardío (Lujanense) de Venezuela (Rincón et al. 2008; ver Capítulo 3).

En cuanto al Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), los Xenarthra son probablemente el grupo de mamíferos sudamericanos de mayor suceso, dado que tanto los Pilosa cuanto los Cingulata se dispersaron y se diversificaron en América del Norte (McDonald 2005, Carlini et al. 2008b). Anteriormente a la formación del Istmo de Panamá de forma estable y mantenida en el tiempo (estimada entre 2,5 y 3,1 Ma; Coates y Obando 1996, pero ver Montes et al. 2012 y Bacon et al. 2013), hubo una cadena de islas entre ambas Américas. A pesar de que esa condición ciertamente reguló el tipo y la intensidad de las migraciones bióticas, numerosos registros indican que un intercambio difuso de vertebrados empezó en el Mioceno tardío, hace por lo menos 9 Ma (Webb 2006; Campbell et al. 2010; Head et al. 2012). Basado en el registro de taxones sudamericanos en sedimentos datados entre 3,6 y 4,7 Ma en México, Carranza-Castañeda y Miller (2004) y Flynn et al. (2005) propusieron que el puente terrestre se originó más tempranamente, pero no ha sido necesariamente continuo a lo largo del tiempo.

El ingreso de mamíferos norteamericanos en América del Sur aparentemente fue un proceso gradual, ya que su abundancia relativa y diversidad fueron bajas entre

1,8 y 3,9 Ma (Chapadmalense y Marplatense), incrementándose a partir del inicio del Pleistoceno (Tonni et al. 1992; Cione y Tonni 2001). Sin embargo, el principal flujo hacia América del Sur fue ligeramente antes o contemporáneo a la dispersión cohesiva de inmigrantes sudamericanos a América del Norte durante el Blanquense (ca. 2,7 Ma) (Cione y Tonni 2001; Flynn et al. 2005; Woodburne 2010). Así, se asume que la fase principal del GIBA (en términos de diversidad y frecuencia de hallazgos) comenzó hace 2,7 Ma, ya que este tiempo marca el registro más antiguo de flujo bidireccional continuo de mamíferos terrestres sin una selectividad discrecional marcada (Castro et al. 2014a).

A pesar de los avances del conocimiento en cuanto a la intervención de los gliptodontes y, en menor medida, de los pampaterios (Scillato-Yané et al. 2005; Carlini et al. 2008a, b; Carlini y Zurita 2010; Zurita et al. 2011), el rol de los dasipódidos en el GIBA todavía es poco conocido (Castro et al. 2014a). *Dasypus bellus* es el único Dasypodini que se conoce que estuvo involucrado en la fase principal del GIBA (Morgan 2005; Woodburne 2010). Se dispersó rápidamente en los Estados Unidos durante el Blanquense, dado que sus primeros registros tienen entre 2,2 y 2,6 Ma de antigüedad y provienen de la latitud 42° N (Voorhies 1987).

Considerando que el género *Dasypus* probablemente surgió hace cerca de 3 Ma en bajas latitudes de América del Sur, es posible delinear dos hipótesis de dispersión que lo involucran. En la primera de ellas, algunos de los miembros más basales del género habrían permanecido en América del Sur, sin dejar fósiles conocidos hasta el Pleistoceno tardío, mientras que otros se habrían dispersado a América del Norte entre 2,7 Ma (comienzo de la fase principal de GIBA) y 2,2 Ma (límite más reciente de la edad estimada para los depósitos más antiguos que contienen ejemplares de *D. bellus*). En una hipótesis alternativa de dispersión, algunos representantes basales de *Dasypus* ingresaron después del surgimiento del Istmo de Panamá a América del Norte, donde *D. bellus* se diferenció; posteriormente, durante el Pleistoceno, *D. bellus* ingresó a América del Sur, y luego las especies más derivadas que esta (nodo K en la Figura 5.32) se diferenciaron, lo que reduce el lapso

en relación a los registros más antiguos de estas especies (Castro et al. 2014a).

El mismo proceso de migración desde América del Sur durante el Plioceno medio o tardío, diversificación en América del Norte, y reingreso en América del Sur durante el Pleistoceno fue propuesto para pampaterios (Scillato-Yané et al. 2005), para gliptodontes (Carlini et al. 2008a; Carlini y Zurita 2010; Zurita et al. 2011) y para algunos Pilosa (Carlini et al. 2006; Carlini et al. 2008c), rompiendo con la suposición más tradicional de que el GIBA fue un proceso unidireccional para los Xenarthra.

En cuanto a los parámetros ambientales, la morfología muy conservada desde los más antiguos Dasypodini permite inferir que las exigencias ecológicas de los representantes extinguidos hayan sido semejantes a aquella de los representantes actuales, posibilitando que el grupo sea frecuentemente empleado para la realización de inferencias paleoambientales (Scillato-Yané 1982; Vizcaíno 1994; Carlini y Scillato-Yané 1999b). Como fue ilustrado en el Capítulo 3, los registros fósiles del grupo muestran que los Dasypodini estuvieron históricamente restringidos a climas tropicales y subtropicales.

La presencia de *Propaopus*, junto a otros cingulados de grande porte, sugiere la existencia de pastizales y estepas durante el Ensenadense y el Lujanense de Argentina (Carlini y Scillato-Yané 1999). Los ambientes abiertos también son inferidos para el Pleistoceno tardío de Rio Grande do Sul (Pitana y Ribeiro 2007) y de Tocantins (Castro et al. 2013b), en Brasil. Además, su amplia distribución en el Pleistoceno de América del Sur (Figura 3.10) debe haber sido facilitada por la gran expansión latitudinal de los pastizales durante los periodos glaciales, probablemente formando un corredor biogeográfico que se extendía desde la porción norte de América del Sur a la actual región Pampeana Argentina (Cione et al. 2003; Rabassa et al. 2005; Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006; Carlini y Zurita 2010).

Los Dasypodini actuales (i.e., *Dasypus* y *Cryptophractus*) ocupan distintos biomas aproximadamente entre los 40° N y los 40° S (Wetzel 1985; Wetzel et al. 2007; Aguiar y da Fonseca 2008), lo que indica que su distribución está más limitada

por la temperatura y humedad que por la matriz vegetacional. Se observa que tanto el tamaño cuanto la diversidad de especies se incrementan hacia la línea del Ecuador (Wetzel 1985). Eso lleva a suponer que los principales eventos cladísticos, incluyendo su origen y diversificación, ocurrieron en los ambientes tropicales y subtropicales de América del Sur (Scillato-Yané 1986; Vizcaíno 1990; Carlini et al. 2010), lo que es corroborado por los registros más antiguos de la tribu (*A. hondanus*, *A. aequatorianus* y *Pl. vergelianus*).

La distribución de los armadillos actuales en climas templados está limitada tanto por la disponibilidad de alimentos cuando el suelo está congelado o cubierto por nieve, como por factores fisiológicos frente a su incapacidad de reducir los gastos energéticos (McNab 1980). *Dasybus* presenta pocos pelos esparcidos, alta conductancia térmica (relacionada a la coraza), tasa metabólica basal baja (posiblemente asociada al hábito fosorial), y no estiva o hiberna (McNab 1980; Schubert y Graham 2000). Por otro lado, la densa cobertura pilífera de *C. pilosus* probablemente permite que la especie ocupe las selvas montanas de Perú, las cuales presentan temperaturas más bajas que los ambientes ocupados por *Dasybus*.

Aunque sea considerada una especie tropical, *D. novemcinctus* se expande a las zonas templadas en los hemisferios norte y sur (Figura 3.17), como lo hizo *D. bellus* (Figura 3.13) durante el Plioceno tardío al Holoceno temprano de América del Norte. Así, *D. novemcinctus* probablemente reemplazó ecológicamente a *D. bellus* en América del Norte. McNab (1980) demostró que el periodo máximo de inanición tolerado por los armadillos aumenta con la masa corporal, pero esto acarrea un mayor costo de mantenimiento. El amplio rango de tamaños presentado por *D. novemcinctus* a lo largo de su distribución refleja su plasticidad en cuanto a la talla, siendo que los individuos más grandes se distribuyen cerca de la línea del Ecuador, al igual que *D. kappleri*, la especie más grande del género en la actualidad (Wetzel y Mondolfi 1979). Considerando que *D. bellus* tiene una masa estimada de 20 a 30 kg, y que la principal reacción de *D. novemcinctus* a temperaturas ambientales bajas es buscar abrigo en las madrigueras, un tamaño corporal menor en *D. novemcinctus* puede estar relacionado a

un aumento en la dependencia a la excavación como una respuesta a temperaturas frías. Jasinski y Wallace (2014) infirieron que *D. bellus* tendría menores habilidades fosoriales que *D. novemcintus*, factor que puede haber sido determinante en su extinción.

Considerando que se infiere que los Dasypodini extinguidos ocuparon ambientes semejantes que los representantes actuales, parte de los interrogantes aquí discutidos pueden deberse a su presencia preferentemente en ambientes tropicales y subtropicales, los cuales cuentan con menor potencial de fosilización y escasos depósitos neógenos fosilíferos conocidos en América del Sur. Seguramente el continuo esfuerzo de colecta en esa zona, sumado a estudios de taxonomía  $\alpha$  para los Dasypodinae extinguidos, ayudarán a elucidar algunas de las cuestiones remanentes de la historia evolutiva de los Dasypodini.

---

## Capítulo 7

### Conclusiones

---

En este último Capítulo se resumen las principales conclusiones derivadas del análisis de los datos tratados en la presente tesis.

◆ En relación a las hipótesis originales, el estudio cladístico desarrollado corroboró la mayor afinidad filogenética entre Astegotheriini y Dasypodini, en relación a los Stegotheriini.

◆ También se corroboró que los Dasypodini actuales son más diversos y tienen mayor tamaño en bajas latitudes. Además, los registros fósiles comprobaron que el grupo estuvo históricamente restringido primariamente a ambientes tropicales y subtropicales-templado cálidos de América.

◆ De un punto de sistemático, las investigaciones llevadas a cabo en el transcurso de esta tesis resultaron en:

- la descripción de una nueva **especie** para el Mioceno tardío de Ecuador (*Anadasypus aequatorianus*);
- la descripción de un nuevo **género** para el Plioceno medio de Venezuela (*Pliodasypus*);
- la revisión de la **composición específica** del género *Propraopus*, con la sinonimización entre *P. sulcatus* y *P. grandis*;

- la revalidación del epíteto genérico *Cryptophractus*, separando la especie viviente *C. pilosus* de *Dasypus*;

- la **exclusión** de dos cingulados de afinidad incierta de los Dasypodini: *Pachyarmatherium* y de *Eocoleophorus*.

◆ Así, los Dasypodini válidos son: *Anadasypus hondanus* Carlini et al., 1997; *Aequatorianus* Carlini et al., 2014; *Pliodasypus vergelianus* Castro et al., 2014; *Propraopus sulcatus* (Lund, 1842); *Dasypus bellus* (Simpson, 1929); *D. punctatus* Lund, 1840; *D. novemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. septemcinctus* Linnaeus, 1758; *D. hybridus* (Desmarest 1804); *D. kappleri* Krauss, 1862; *D. sabanicola* Mondolfi, 1967; *D. yepesi* Vizcaíno, 1995 y *Cryptophractus pilosus* Fitzinger, 1856. Las diagnósis de estos taxones, así como la de Dasypodini y de cada género, fueron establecidas, actualizadas o enmendadas.

◆ Se elaboró una descripción comparativa detallada del cráneo, coraza y osteodermos para cada taxón válido, y una descripción generalizada del postcráneo de Dasypodini, relacionando la morfología con los aspectos ecomorfológicos peculiares del grupo.

◆ El análisis cladístico corroboró la monofilia de Dasypodini. *Anadasypus* corresponde al clado más basal, seguido por *Pliodasypus*, *Propraopus* y *Cryptophractus*, y *Dasypus* es el clado más derivado y diverso.

◆ También se estimó el tiempo de divergencia de los clados: Dasypodini habría divergido en el Eoceno medio, *Anadasypus* en el Mioceno medio, y los demás géneros (*Pliodasypus*, *Propraopus*, *Cryptophractus* y *Dasypus*) en distintos momentos del Plioceno.

◆ La importancia de la coraza y de los osteodermos como herramienta sistemática fue corroborada. Su morfología resultó fundamental para la diagnosis de los taxones, además de soportar la definición de diversos clados en el análisis cladístico efectuado.



---

## Capítulo 8

### Referencias Bibliográficas

---

- Abba, A.M. y Vizcaíno, S.F. (2011). Distribución de los armadillos (Xenarthra: Dasypodidae) en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 18(2): 185–206.
- Abba, A.M. y Gonzalez, E. (2014). *Dasypus hybridus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Abba, A.M. y Vizcaíno, S.F. (2014). *Dasypus yepesi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Abrantes, É.A.L. y Bergqvist, L.P. (2006). Proposta filogenética para os Dasypodidae (Mammalia: Cingulata). Pp. 261–274. In: Gallo, V., Brito, P.M., Silva, H.M.A. y Figueiredo, F.J. (eds.). *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Interciências, Rio de Janeiro.
- Abrantes, É.A.L., Avilla, L.S. y Vizcaíno, S.F. (2005). New material of the enigmatic cingulate *Eocoleophorus glyptodontoides* Oliveira, Ribeiro and Bergqvist, 1997 (Mammalia: Cingulata) from Taubaté Basin, São Paulo State, Brazil. *II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*, Resumos: 14–16. Rio de Janeiro, Brasil.
- Aguilar, J.M. y da Fonseca, G.A.B. (2008). Conservation status of the Xenarthra. Pp. 215–231. In: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (eds). *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville.

- Alexander, B.A., Michener, C.D. y Gardner, A.L. (1998). DASYPODIDAE Börner, 1919 (Insecta, Hymenoptera): proposed emendation of spelling to DASYPODAIDAE, so removing the homonymy with DASYPODIDAE Gray, 1821 (Mammalia, Xenarthra). *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 55: 24–28.
- Ameghino, F. (1881). *La antigüedad del hombre en el Plata*. Vol. 2. Masson-Igon Hermanos, París y Buenos Aires. 557 pp.
- Ameghino, F. (1883). Sobre la necesidad de borrar el género *Schistopleurum* y sobre la clasificación y sinonimia de los Gliptodontes en general. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 5: 1–34.
- Ameghino, F. (1886). Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 9: 5–228.
- Ameghino, F. (1887). Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, 1: 1–26.
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: 1–1027.
- Ameghino, F. (1891). Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 129–167.
- Ameghino, F. (1902a). Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 17: 5–73.
- Ameghino, F. (1902b). Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Colpodon. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 17: 71–138.
- Ameghino, F. (1906). Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 8: 1–568.

- Ameghino, F. (1908). Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, Buenos Aires, 10: 343–428.
- Ameghino, F. (1909). Le *Diprhomomys* Platensis. Un précurseur de l'homme du Pléistocène inférieur de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3: 107–207.
- Amrine-Madsen, H., Koepfli, K.P., Wayne, R.K. y Springer, M.S. (2003). A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 225–240.
- Anacleto T.C.S., Smith, P., Abba, A.M. y Superina, M. (2014a). *Dasypus septemcinctus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Anacleto T.C.S., Arteaga, M., Superina, M. y Abba, A.M. (2014b). *Dasypus kappleri*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Anthony, H.E. (1922). A new fossil rodent from Ecuador. *American Museum Novitates*, 35: 1–4.
- Asher, R.J., Meng, J., Wible, J.R., McKenna, M.C., Rougier, G.W., Dashzeveg, D. y Novacek, M.J. (2005). Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. *Science*, 307(5712): 1091–1094.
- Asher, R.J., Bennett, N. y Lehmann, T. (2009). The new framework for understanding placental mammal evolution. *BioEssays*, 31: 853–864.
- Auffenberg, W. (1957). A note on an unusually complete skeleton of *Dasypus bellus* (Simpson) from Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 20(4): 233–237.
- Azara, F. de (1801). *Essais sur l'Histoire Naturelle des Quadrupèdes de la Province du Paraguay*. Vol. 2. C. Pougens, Paris. 499 pp.
- Babot, J., García López, D. y Gaudin, T.J. (2012). The most ancient Xenarthran petrosal: morphology and evolutionary significance. *Journal of Vertebrate*

- Paleontology*, 32(5): 1186–1197.
- Bacon, C.D., Mora, A., Wagner, W.L. y Jaramillo, C.A. (2013). Testing geological models of evolution of the isthmus of Panama in a phylogenetic framework. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 287–300.
- Balk, L. (1749). Museum Adolpho-Fridericianum. Pp. 277–323. In: Linnaeus, C. (ed.). *Amoenitates Academicæ*, vol. 1. Kisesewetter, Stockholmo/Leipzig.
- Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D. y Zakrzewski, R.J. (2004). The Blancan, Invirgtonian, and Rancholabrean Mammal Ages. Pp. 232–314. In: Woodburne, M.O. (ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*. Columbia University Press, New York.
- Bergqvist, L.P. y Ribeiro, A.M. (1998). A paleomastofauna das Bacias Eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicación Especial*, 5: 19–34.
- Bergqvist, L.P., Abrantes, É.A.L. y Ávilla, L.S. (2004). The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas*, 26(2): 323–337.
- Billet, G., Hautier, L., de Muizon, C. y Valentin, X. (2011). Oldest cingulate skulls provide congruence between morphological and molecular scenarios of armadillo evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 2791–2797.
- Blumenbach, J.F. (1779). *Handbuch der Naturgeschichte*. J.C. Dieterich, Göttingen. 446 pp.
- Bostelmann, E., Rinderknecht, A. y Lecuona, G. (2008). El registro del género *Pachyarmatherium* (Mammalia, Xenarthra) en el Pleistoceno de Uruguay, con comentarios sobre la morfología externa de sus osteodermos. *IX Jornadas de Zoología del Uruguay*, Resúmenes: 39. Montevideo, Uruguay.
- Braby, M.F., Eastwood, R. y Murray, M. (2012). The subspecies concept in butterflies: has its application in taxonomy and conservation biology outlived its usefulness? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(4): 699–716.

- Buffon, G.L.L. (1763). *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi*. Vol. 10. L'imprimerie Royale, Paris. 368 pp.
- Burmeister, H. (1854). *Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens, welche während einer Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Geraes gesammelt oder beobachtet wurden von Dr. Hermann Burmeister. Säugethiere (Mammalia)*. Georg Reimer, Berlin. 342 pp.
- Burmeister, H. (1862). Beschreibung eines behaarten Gürtelthieres *Praopus hirsutus*, aus dem National-Museum zu Lima. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle*, 6: 145–48.
- Cabrera, A. (1958). Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Zoología, 4: 1–307.
- Campbell, K.E., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Hertel, F. y Rivera, N. (2010). Amazonian magnetostratigraphy: dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Science*, 29(3): 619–626.
- Candela, A. y Nasif, N.L. (2006). Systematics and biogeographic significance of *Drytomomys typicus* (Scalabrini in Ameghino, 1889) nov. comb., a Miocene Dinomyidae (Rodentia, Hystricognathi) from Northeast of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 3: 165–181.
- Carbot-Chanona, G. (2010). The first record of *Dasypus* (Xenarthra: Cingulata: Dasypodidae) in the Late Pleistocene of Mexico. *Current Research on the Pleistocene*, 27: 164–166.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. (1993). Origen and evolution of the “glyptodontoids”. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13 (supl. 3): 28A.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. (1996). *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista del Museo de La Plata, Paleontología IX*, 59: 225–238.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. (1999a). Cingulata del Oligoceno de Salla, Bolivia. *Congreso Internacional Evolución Neotropical del Cenozoico*, Resúmenes: 15A. La Paz, Bolivia.

- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. (1999b). Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. In: Tonni, E.P. y Cione, A.L. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 149–175.
- Carlini, A.A. y Tonni, E.P. (2000). *Mamíferos fósiles del Paraguay*. Cooperación Técnica Paraguay-Alemana, La Plata. 108 pp.
- Carlini, A.A. y Zurita, A.E. (2010). An introduction to cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. Pp: 233-255. In: Sanchez-Villagra, M., Aguilera, O. y Carlini, A.A. (eds.). *Urumaco and Venezuela Paleontology. The Fossil Record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Scillato-Yané, G.J. (1989). Novedosos Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Ecuador. *VI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*; Actas: 23–25. San Juan, Argentina.
- Carlini, A.A., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato-Yané, G.J. y Vizcaíno, S.F. (1994). The negative paleontological record on the controverted origin and relationships of the Xenarthra. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes: 21–22. Trelew, Argentina.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Scillato-Yané, G.J. (1997). Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage. In: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli R.L. y Flynn, J.J (eds.). Pp: 213–226. *Vertebrate paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington/London.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Goin, F.J. y Praderio, F. (2002a). Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 1) El registro en Paso del Sapo, NO de Chubut (Argentina): exclusivamente Astegotheriini. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 23. Santiago, Chile.

- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Madden, R.H., Soibelzon, E. y Ciancio, M. (2002b). Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 2) El conjunto de especies del Casamayorensis de Cañadón Vaca, SE de Chubut (Argentina) y su relación con los que le suceden. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 24. Santiago, Chile.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Madden, R.H., Ciancio, M. y Soibelzon, E. (2002c). Los Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Eoceno. 3) Las especies del Casamayorensis de la Barranca Sur del lago Colhué Huapi, S de Chubut (Argentina): el establecimiento de los Euphractinae. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 24–25. Santiago, Chile.
- Carlini A.A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. (2004a). La tribu Stegotheriini (Xenarthra, Dasypodidae), 20 Ma más de registro paleógeno. XX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana*, 41(4) Suplemento: 39R.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané, G.J. (2004b). La transición Eoceno-Oligoceno y su manifestación en la diversidad de los Cingulata (Mammalia, Xenarthra): inferencias paleoecológicas. Reunión Anual de Comunicaciones Asociación Paleontológica Argentina. *Ameghiniana* 41(4) Suplemento: 23R–24R.
- Carlini A.A., Ciancio, M. y Scillato-Yané, G.J. (2005a). Los Xenarthros de Gran Barranca: más 20 Ma de Historia. *16º Congreso Geológico Argentino*, Actas: 315–322. La Plata, Argentina.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R., Scillato-Yané, G.J. y Madden, R. (2005b). The value of Cingulata in South American Paleogene Biostratigraphy. *II Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 69. Rio de Janeiro, Brasil.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. y Sánchez, R. (2006). First Megatheriini (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic*

- Paleontology*, 4(3): 269–278.
- Carlini, A.A., Ciancio, M.R. y Chimento, N.R. (2008a). *Neoglyptatelus* (Mammalia, Cingulata), caracteres y latitudes, en una discusión de afinidades. *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*. Resúmenes: 49. Neuquén, Argentina.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Sánchez, R. y Aguilera, O.A. (2008b). New glyptodont from the Codore Formation (Pliocene), Falcón State, Venezuela, its relationship with the *Asterostemma* problem, and the paleobiogeography of the Glyptodontinae. *Paläontologische Zeitschrift*, 82: 139–152.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Aguilera, O.A. (2008c). North American glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 82: 125–138.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. y Sánchez, R. (2008d). Additions to the knowledge of *Uruamaquia robusta* (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift*, 82: 153–162.
- Carlini A.A., Ciancio, M., Scillato-Yané, G.J., Flynn, J.J. y Wyss, A. (2009). The phylogenetic and biostratigraphic significance of new armadillos (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae, Euphractinae) from the Tinguirirican (Early Oligocene) of Chile. *Journal of Systematic Palaeontology*, 7(4): 489–503.
- Carlini A.A., Scillato-Yané G.J. y Ciancio, M.R. (2010). Middle Eocene-Early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca - biostratigraphy and paleoecology. Pp. 106–129. In: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. y Kay, R.F. (eds.). *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carlini, A.A., Castro, M.C., Madden, R.H. y Scillato-Yané, G.J. (2014). A new species of Dasypodidae (Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene of



- northwestern South America: implications in the Dasypodini phylogeny and diversity. *Historical Biology*, 26(6): 728–736.
- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W.E. (2004). Late tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 249–261.
- Cartelle, C. y Hirooka, S. (2005). The first record of *Pteronura brasiliensis* (Gmelin, 1788) (Carnivora, Mustelidae) from the Pleistocene. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 63: 595–598.
- Cartelle, C., De Iuliis, G. y Pujos, F. (2008). A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *Comptes Rendus Palevol*, 7: 335–346.
- Castellanos, A. (1925). Un nuevo dasipodino extinguido en la parte meridional de Bolívia, *Dasypodon atavus* n. g. et n. sp. *Annales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires “Bernardino Rivadavia”*, 33: 255–285.
- Castro, M.C. (2009). Redescricao de um Dasypodini (Xenarthra, Cingulata) do Quaternário do Estado de São Paulo e considerações sobre o gênero *Propraopus* Ameghino, 1881. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 117 pp.
- Castro, M.C. (2010). First occurrence of deciduous teeth in *Dasypus kappleri* Krauss, 1862 and notes on the dentition of the genus. *9th International Congress of Vertebrate Morphology*, CD de Resúmenes. Punta del Este, Uruguay.
- Castro, M.C. y Ferigolo, J. (2010). More strange joints in Dasypodidae: additional articulations in cervical and thoracic vertebrae. *9th International Congress of Vertebrate Morphology*, CD de Resúmenes. Punta del Este, Uruguay.
- Castro, M.C., Ciancio, M.R y Carlini, A.A. (2010). Sobre la dentición de *Dasypus* (Dasypodidae, Cingulata, Xenarthra): morfología y posibles homologías. *XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 91. Bahía Blanca, Argentina.

- Castro, M.C., Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2011a). Evolución de los Dasypodinae (Xenarthra, Cingulata, Dasypodidae) y su relación con grandes eventos climáticos cenozoicos. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes. San Juan, Argentina.
- Castro, M.C., Ciancio, M.R., Galliari, F.C., Asher, R.J. y Carlini, A.A. (2011b). Análisis cuantitativo de la erupción dentaria en *Dasypus* (Mammalia: Xenarthra): implicancias evolutivas. *XXIV Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 75–76. La Plata, Argentina.
- Castro, M.C., Ribeiro, A.M., Ferigolo, J. y Langer, M.C. (2013a). Redescription of *Dasypus punctatus* Lund, 1840 and considerations on the genus *Propaopus* Ameghino, 1881 (Xenarthra, Cingulata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 434–444.
- Castro, M.C., Avilla, L.S., Freitas, M.L. y Carlini, A.A. (2013b). The armadillo *Propaopus sulcatus* (Mammalia: Xenarthra) from the late Quaternary of northern Brazil and a revised synonymy with *Propaopus grandis*. *Quaternary International*, 317: 80–87.
- Castro, M.C., Carlini, A.A., Sánchez, R. y Sánchez-Villagra, M.R. (2014a). A new Dasypodini armadillo (Xenarthra: Cingulata) from San Gregorio Formation, Pliocene of Venezuela: affinities and biogeographic interpretations. *Naturwissenschaften*, 101(2): 77–86.
- Castro, M.C., Ciancio, M.R., Pacheco, V., Salas Gismondi, R.M., Bostelmann, E. y Carlini, A.A. (2014b). Reassessment of the hairy long-nosed armadillo “*Dasypus*” *pilosus* (Xenarthra, Dasypodidae) and revalidation of the genus *Cryptophractus* Fitzinger, 1856. Enviado a *Zootaxa*.
- Castro, M.C., Ciancio, M.R., Vieytes, E.C., y Carlini, A.A. (2014c). Enamel in *Dasypus* (Xenarthra, Cingulata): phylogenetic relevance. *4th International Paleontological Congress*, Abstract: 676. Mendoza, Argentina.

- Cetica, P., Solari, A.J., Merani, M.S., De Rosas, J.C. y Burgos, M.H. (1998). Evolutionary sperm morphology and morphometry in armadillos. *Journal of Submicroscopical Cytology and Pathology*, 30: 309–314.
- Charles, C., Solé, F., Rodrigues, H.G. y Viriot, L. Under pressure? Dental adaptations to termitophagy and vermivory among mammals. *Evolution*, 67: 1792–1804.
- Chavez-Aponte, E.O., Alfonzo-Hernández, I., Finol, H.J., Barrios, C.E., Boada-Sucre, A. y Carrillo-Briceño, J.D. (2008). Histología y ultraestructura de los osteodermos fósiles de *Glyptodon clavipes* y *Holmesina* sp. (Xenarthra: Cingulata). *Interciencia*, 33(8): 616–619.
- Ciancio, M.R. (2010). Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) del Deseadense (Oligoceno) de América del Sur. Su importancia filogenética y bioestratigráfica. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 290 pp.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2007). Morfología del sistema pilífero en Eutatinos (Xenarthra, Dasypodidae) del Oligoceno de Patagonia (Argentina). *III Congreso de Mastozoología en Bolivia*, Resúmenes: 49–50. Santa Cruz, Bolivia.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2008a). Identificación de ejemplares tipo de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Paleógeno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10(2): 221–237.
- Ciancio, M.R. y Carlini, A.A. (2008b). Cambios en el patrón morfológico de los osteodermos de Dasypodidae (Xenarthra, Mammalia). *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 58. Neuquén, Argentina.
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. (2005). Los primeros Cingulata (Mammalia, Xenarthra) paleógenos de Perú. *Ameghiniana*, 42(4) Suplemento: 65R–66R.
- Ciancio, M.R., Krmpotic, C.M., Carlini, A.A. y Barbeito, C. (2007). Morfología interna de los osteodermos Dasypodinae y Eupractinae (Xenarthra, Dasypodidae). *III Congreso de Mastozoología en Bolivia*, Resúmenes: 50. Santa Cruz, Bolivia.

- Ciancio, M.R., Vieytes, E.C., Castro, M.C. y Carlini, A.A. (2010). Estructura del esmalte en *Dasypus* (Xenarthra, Dasypodidae), consideraciones filogenéticas preliminares. *XXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 89. Bahía Blanca, Argentina.
- Ciancio, M.R., Castro, M.C., Galliari, F.C., Carlini, A.A. y Asher, R.J. (2012). Evolutionary implications of dental eruption in *Dasypus* (Xenarthra). *Journal of Mammalian Evolution*, 19: 1–8.
- Ciancio, M.R., Carlini, A.A., Campbell, K.E. y Scillato-Yané, G.J. (2013). New paleogene cingulates (Mammalia, Xenarthra) from Santa Rosa, Perú and their importance in the context of South American faunas. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11: 727–741.
- Ciancio, M.R., Vieytes, E.C. y Carlini, A.A. (2014). When xenarthrans had enamel: insights on the evolution of their hypsodonty and paleontological support for independent evolution in armadillos. *Naturwissenschaften*, 101(9): 715–725.
- Cifelli, L. (1983). Eutherian tarsals from the Late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates*, 2761: 1–31.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. (1995). Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": the Uquian problem. *Journal of Paleontology*, 69: 135–159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. (1996). Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences*, 9: 221–236.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. (2001). Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40: 167–173.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. (2005). Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Pp 183–200. In: de Barrio, R.E., Etcheverry R.O., Caballé M.F. y Llambias E. (eds.). *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*. Relatorio del XVI Congreso

Geológico Argentino, La Plata.

- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. (2000). Miocene vertebrates from Entre Ríos, eastern Argentina. *Insugeo, Série de Correlación Geológica*, 14: 191–237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. (2003). The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, 5(1): 1–19.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Bargo, S., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Dozo, M.T., Esteban, G., Goin, F.J., Montalvo, C.I., Nasif, N., Noriega, J.I., Ortiz-Juareguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L., Reguero, M., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D.H., Vieytes, E.C., Vizcaíno, S.F. y Vucetich, M.G. (2007). Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicación Especial*, 11: 257–278.
- Coates, A.G. y Obando, J.A. (1996). The geologic evolution of the Central American Isthmus. Pp. 21–56. In: Jackson, J.B.C. y Budd, A.F. (eds). *Evolution and environment in Tropical America*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. y Fan, J.-X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36: 199–204.
- Cope, E.D. (1889). The Edentata of North America. *American Naturalist*, 23: 657–664.
- Costa, F.R. y Vizcaíno, S.F. (2010). A diagnostic character revisited: is there a fifth toe in the forefoot of *Dasypus novemcinctus* (Xenarthra: Dasypodidae)? *Zootaxa* 2671: 61–64.
- Couto-Ribeiro, G. (2010). Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São

- Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 99 pp.
- Cozzuol, M. (2006). The Acre vertebrate fauna: diversity, geography and time. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 185–203.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. (2007). A new basal glyptodontid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal fauna, northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 781–797.
- Cuvier, G. (1798). Tableau Élémentaire de l'Histoire Naturelle des Animaux. Baudouin, Paris. 710 pp.
- Da Costa Pereira, P.V.L.G., Victor, G.D., Porpino, K.O. y. Bergqvist L.P. (2014). Osteoderm histology of late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(3): 517–535.
- Dantas, M.A.T., Porpino, K.O., Bauermann, S.G., Prata, A.P.N., Cozzuol, M.A. y Kinoshita, A. (2011). Megafauna do Pleistoceno Superior de Sergipe, Brasil: registros taxonômicos e cronológicos. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(3): 311–320.
- De Iullis, G., Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. (2000). Variation in skull morphology and mastication in giant armadillos *Pampatherium spp.* and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheridae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(4): 743–754.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. y Scillato-Yané, G.J. (2008). New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 181–196.
- De Jong, W.W., Zweers, A., Joysey, K.A., Gleaves, J.T. y Boulter, D. (1985). Protein sequence analysis applied to Xenarthran and Pholidote phylogeny. Pp. 65–76. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.

- Delsuc, F. y Douzery E.J.P. (2008). Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. Pp. 11–23. In: Vizcaíno, S.F. y Loughry, J. (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville.
- Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J. y Douzery, E.J.P. (2001). The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossils *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268: 1605–1615.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., De Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. y Douzery, E.J.P. (2002). Molecular phylogeny of living Xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19(10): 1656–1671.
- Delsuc, F., Vizcaíno, S.F. y Douzery, E.J.P. (2004). Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology*, 4: 11.
- Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M.K., Douzery, E.J.P. y Hassanin, A. (2012). Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 673–680.
- Desmarest, A. (1803). Tatou (*Dasypus*). Pp. 428–436. In: *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. Vol. 21. Chez Deterville, Paris.
- Desmarest, A. (1804). Tatou. Pp. 28. In: *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*. Vol. 24. Chez Deterville, Paris.
- Díaz, M.M. (2000). Key to the native mammals of Jujuy Province, Argentina. *Occasional Papers, Oklahoma Museum of Natural History*, 7: 1–29.
- Ding, S. Y. (1979). A new Edentate from the Paleocene of Guangdong. *Vertebrata Palasiatica*, 17: 62–64.
- Douady, C.J. y Douzery, E.J.P. (2003). Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of “Insectivora”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28: 285–296.

- Downing, K.F. y White, R.S. (1995). The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. *Bulletin of The Florida Museum of Natural History*, 37(12): 375–396.
- Edmund, A.G. (1965). A late Pleistocene fauna from the Santa Elena Peninsula, Ecuador. *Royal Ontario Museum of Life Science Contributions*, 63: 1–21.
- Eisenberg, J.F. y Redford, K.H. (1999a). *Mammals of the Neotropics*. Vol 2. The University of Chicago Press. 430 pp.
- Eisenberg, J.F. y Redford, K.H. (1999b). *Mammals of the Neotropics*. Vol 3. The University of Chicago Press. 609 pp.
- Engelmann, G.F. (1978). The logic of phylogenetic analysis and the phylogeny of the Xenarthra. Ph.D. dissertation, Columbia University Press, New York, 329 pp.
- Engelmann, G.F. (1985). The phylogeny of the Xenarthra. Pp. 51–63. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Enlow, D.H. y Brown, S.O. (1958). A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. III. *Texas Journal of Science*, 10: 187–230.
- Faccin, J.R.M., Oliveira, É.V. y Pereira, J.C. (2005). Osteodermos de *Propaopus Ameghino*, 1881 (Xenarthra, Dasypodidae), da Formação Touro Passo (Pleistoceno Superior). In: Paleo 2004, São Leopoldo. *Paleontologia em Destaque*, 49: 60.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Storch, G. (2003). Xenarthra - strange joints for strange mammals. *Senckenbergiana Biologica*, 83(1): 1–2.
- Faure, M., Guérin, C. y Parenti, F. (1999). The Holocene megafauna from Toca do Serrote do Artur (São Raimundo Nonato Archaeological Area, Piauí, Brazil). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Series IIA – Earth and Planetary Science*, 329: 443–448.
- Feijó, A. y Langguth, A. (2013). Mamíferos de médio e grande porte do nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. *Revista Nordestina de Biologia*, 22: 1–225.



- Ferigolo, J. (1981). Osteologia do sínclano e odontologia de *Euphractus sexcinctus* Linnaeus, 1758 (Xenarthra, Mammalia). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 311 pp.
- Fernández, M. (1931). Sobre la anatomía microscópica y embriología de la coraza de *Dasypus villosus*. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina*, X: 61–121.
- Fernicola, J.C. y Vizcaíno, S.F. (2008). Revisión del género *Stegotherium* Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Ameghiniana*, 45(2): 321–332.
- Fitzinger, L. J. (1856). *Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Wien*, Tageblatt #32: 123.
- Fitzinger, L. J. (1871). Die natürliche Familie der Gürtelthiere (Dasypodes). II. Abtheilung. *Sitzungsberichte Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 64: 329–390.
- Flower, W.H. (1883). On the arrangement of the orders and families. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1883: 178–186.
- Flower, W.H. (1885). An introduction to the osteology of the Mammalia. Macmillan & Co., London. 344 pp.
- Flower, W.H. (1886). Exhibition of and remarks upon a rare species of armadillo belonging to the Museum of the Scarborough and Philosophical Society. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 419–420.
- Flower, W.H. (1894). Exhibition of and remarks upon a specimen of a Hairy Armadillo (*Tatusia pilosa*). *Proceedings of the Zoological Society of London*: 655.
- Flynn, J.J. y Swisher III, C.C. (1995). Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. Pp. 317–333. In: Berggren, W.A., Kent, D.V. y Hardenbol, J. (eds.). Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation. *SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication*, 54.

- Flynn, J.J., Guerrero, J. y Swisher III, C.C. (1997). Geochronology of the Honda Group, Colombia. Pp. 44–59. In: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Flynn, J.J., Kowallis, B.J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W.E., Swisher III, C.C. y Lindsay, E. (2005). Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for timing of the Great American Biotic Interchange. *The Journal of Geology*, 113(3): 287–307.
- Francia, A., Zurita, A.E., Carlini, A.A. (2010). Diversidad de Cingulata (Mammalia, Xenarthra) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes (Argentina) y dinámica paleoclimática. *Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas UNNE: CB-065*. Corrientes, Argentina. <http://www.unne.edu.ar>.
- Frechkop, S. y Yepes, J. (1949). Étude systématique et zoogéographique des dasypodidés conservés a l'Institut. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 25(5): 1–56.
- Galliari, F.C. (2013). Desarrollo, secuencia de osificación y evolución del esqueleto apendicular de Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra), su comparación con otros Theria. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 218 pp.
- Galliari, F.C., Carlini, A.A. y Sánchez-Villagra, M.R. (2010). Evolution of the axial skeleton in armadillos (Mammalia, Dasypodidae). *Mammalian Biology*, 75: 326–333.
- Gardner, A.L. y Hayssen, V. (2004). A guide to constructing and understanding synonymies for mammalian species. *Mammalian Species*, 739: 1–17.
- Gaudin, T.J. (1999). The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia, Xenarthra). *Fieldiana: Geology*, 41: 1–38.
- Gaudin, T.J. (2004). Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(2): 255–305.

- Gaudin, T.J. y Biewener, A. (1992). The functional morphology of xenarthrous vertebrae in the armadillo *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Morphology*, 214(1): 63–81.
- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. (1999). The entotympanic of pangolins and the phylogeny of the Pholidota (Mammalia). *Journal of Mammalian Evolution*, 6(1): 39–65.
- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. (2006). The phylogeny of living armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. Pp. 153–198. In: Carrano, M.T., Gaudin, T.J., Blob, R.W. y Wible, J.R. (eds.). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gaudin, T.J. y McDonald, G.H. (2008). Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. Pp: 24–36. In: Vizcaíno, S.F. y Loughry, W.J. (eds.). *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville.
- Gervais, H. (1878). Nouvelles recherches sur les mammifères fossils propres à l'Amérique méridionale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 86(22): 1359–1362.
- Gervais, H. y Ameghino, F. (1880). *Los mamíferos fósiles de la América meridional*. F. Savy, Paris. 225 pp.
- Glass, B.P. (1985). History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). Pp. 1–3. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Góis, F. (2013). Análisis morfológico y afinidades de los Pampatheriidae (Mammalia, Xenarthra). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 263 pp.
- Góis, F., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A. y Guilherme, E. (2013). A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) from the late Miocene of South America. *Alcheringa*, 37: 177–188.

- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K.C. (2003a). T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology, version 0.6.
- Goloboff, P., Farris, J., Källérjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. y Szumik, C. (2003b). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324–332.
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. (2008). TNT: a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.
- González de Juana, C., Iturralde de Arozena, J. y Picard, X. (1980). *Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas*. Foninves, Caracas. 1021 pp.
- González-Ruiz, L.R. (2010). Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (Edades Santacrucense y “Friasense”). Revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 471 pp.
- González-Ruiz, L.R. y Scillato-Yané, G.J. (2008). Una nueva especie de *Stegotherium* Ameghino (Xenarthra, Dasypodidae, Stegotheriini) del Mioceno de la provincia de Santa Cruz (Argentina). *Ameghiniana*, 45(4): 641–648.
- González-Ruiz, L.R., Scillato-Yané, G.J., Krmpotic, C.M. y Carlini, A.A. (2012). A new species of Peltephilidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene (Chasicuan SALMA) of Argentina. *Zootaxa*, 3359: 55–64.
- González-Ruiz, L.R., Góis, F., Ciancio, M.R. y Scillato-Yané, G.J. (2013). Los Peltephilidae (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Collón Curá (Colloncurense, Mioceno Medio), Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16(2): 319–330.
- Grand, A., Corvez, A., Duque Velez, L.M. y Laurin, M. (2013). Phylogenetic inference using discrete characters: performance of ordered and unordered parsimony and of three-item statements. *Biological Journal of the Linnean Society*, 110: 914–930.
- Gray, J.E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15: 296–310.

- Gray, J.E. (1865). Revision on the genera and species of *Entomophagous*, Edentata, founded on examination of the specimens in British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 33(1): 359–386.
- Gray, J.E. (1869). *Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum*. Trustees of the British Museum of Natural History, London, 398 pp.
- Gray, J.E. (1874). On the short-tailed armadillos (*Muletia septemcinta*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 42(1): 244–248.
- Grimwood, I.R. (1969). Notes on the distribution and status of some Peruvian mammals. *American Committee International Wild Life Protection and New York Zoological Society, Special Publication*, 21: 1–86.
- Guerrero, J. (1997). Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. Pp. 15–42. In: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Guth, C. (1961). *La region temporeale des Édentés*. Imprimerie Jeanne D'arc Lê Puy. Le Puy, Haute-Loire. 207 pp.
- Hallström B.M., Kullberg M., Nilsson M.A. y Janke A. (2007). Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 2059–2068.
- Hamlett, G.W.D. (1939). Identity of *Dasypus septemcinctus* Linnaeus with notes on some related species. *Journal of Mammalogy*, 20: 328–336.
- Hammer, Ø. y Harper, D. (2006). *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing, Oxford. 351 pp.
- Hauser, D.L. y Presch, W. (1991). The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics*, 7: 243–265.
- Hautier, L., Weisbecker, V., Sánchez-Villagra, M.R., Goswami, A. y Asher, R.J. (2010). Skeletal development in sloths and the evolution of mammalian vertebral patterning. *PNAS*, 107(44): 18903–18908.

- Head, J.J., Rincón, A.F., Suarez, C., Montes, C. y Jaramillo, C. (2012). Fossil evidence for earliest Neogene American faunal interchange: *Boa* (Serpentes, Boinae) from the Early Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(6): 1328–1334.
- Hernández, F. (1651). *Rerum medicarum Novae Hispaniae thesaurus, seu plantarum, animalium, mineralium mexicanorum historia*. Typographeio Vitalis Mascardi, Rome. 950 pp.
- Hill, R.V. (2005). Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, 54(4): 530–547.
- Hill, R.V. (2006). Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology*, 267: 1441–1460.
- Hoffstetter, R. (1952). Les Mammifères pléistocènes de la Republique de l'Equateur. *Memoires de la Société Géologique de France, Nouvelle serie*, 31(1–4): 1–391.
- Hoffstetter, R. (1958). Xenarthra. Pp: 535–636. In: Piveteau, J. (ed.). *Traité de Paléontologie*. Masson et Compagnie, Paris.
- Hoffstetter, R. (1968). Ñuapua, un gisement de vertébres pléistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle*, 40: 823–836.
- Hoffstetter, R. (1982). Les Edentes Xenarthres, un groupe singulier de la faune neotropical. In: Gallitelli, E.M. (ed.). *First International Meeting on Paleontology, Essential of Historical Geology*, Proceedings: 385–443. Venecia, Italia.
- Holmes, W.W. y Simpson, G.G. (1931). Pleistocene exploration and fossil edentates in Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59: 383–418.
- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egüez, A., Heller, F. y Ford, M. (1995). An integrated study of fill and deformation in the Andean intermontane basin of Nabón (Late Miocene), southern Ecuador. *Sedimentary Geology*, 96: 257–279.

- Hungerbühler, D., Steinmann, M., Winkler, W., Seward, D., Egüez, A., Peterson, D.E., Helg, U. y Hammer, C. (2002). Neogene stratigraphy and Andean geodynamics of southern Ecuador. *Earth-Science Reviews*, 57: 75–124.
- Husson, A.M. (1978). *The mammals of Suriname*. Zoölogische Monographiën van het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie 2. E.J. Brill, Leiden. 729 pp.
- Huxley, T.H. (1872). *A manual of the anatomy of vertebrated animals*. D. Appleton and Company, New York. 431 pp.
- ICZN (1999). *International Code of Zoological Nomenclature*, 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London. 306 pp.
- Illiger, C. (1811). *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C. Salfeld, Berlin. 301 pp.
- Jasinski, S.E. y Wallace, C. (2014). Investigation into the paleobiology of *Dasypus bellus* using geometric morphometrics and variation of the calcaneus. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(3): 285–298.
- Josse, S., Moreau, T. y Laurin, M. (2006). Stratigraphic tools for Mesquite. Version 1.0. Disponible en <<http://mesquiteproject.org/packages/stratigraphicTools/>>.
- Kay, R.F. y Cozzuol, M.A. (2006). New platyrrhine monkeys from the Solimões Formation (late Miocene, Acre State, Brazil). *Journal of Human Evolution*, 50: 673–686.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. y Sandeman, H. (1999). Revised age of the Casamayoran South American Land Mammal “Age” - Climatic and Biotic Implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23): 13235–13240.
- Kearney, M. y Clark, J.M. (2003). Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2): 263–274.
- Klippel, W.E. y Parmalee, P.W. (1984). Armadillos in North American late Pleistocene contexts. *Carnegie Museum of Natural History Special Publication*, 8: 149–160.

- Kloster, A., Gnaedinger, S., Adami-Rodrigues, K. y Urban, C. (2012). Novo registro de *Zollernioxylon tinocoi* Mussa (Fabaceae) no Vale do Juruá, Mioceno da Formação Solimões, Bacia do Acre, Brasil. *Gaea*, 8(1): 26–32.
- Kraft, R. (1995). Xenarthra. Pp: 1–79. In: Niethammer, J., Schlieman, H. y Starck, D. (eds.). *Handbuch der Zoologie*, vol. 8 (Mammalia). Verlag de Gruyter & Co., Berlin.
- Krauss, F. (1862). Ueber ein neues Gürtelthier aus Surinam. *Archiv für Naturgeschichte*, 28(1): 19–34.
- Krmpotic, C.M., Ciancio, M.R., Mario, R.C. y Barbeito, C. (2005). Morfología microscópica de las placas de la coraza de *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Dasypodidae) - Su potencial importancia en paleontología. *XX Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Resúmenes: 73. Buenos Aires, Argentina.
- Krmpotic, C.M., Ciancio, M.R., Barbeito, C., Mario, R.C. y Carlini, A.A. (2009). Osteoderm morphology in recent and fossil euphractine xenarthrans. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 90: 339–351.
- Krmpotic, C.M., Galliari, F.C., Barbeito, C. y Carlini, A.A. (2012). Development of the integument of *Dasypus hybridus* y *Chaetophractus vellerosus*, and asynchronous events with respect to the postcranium. *Mammalian Biology*, 77: 314–326.
- Latham, J. y Davies, H. (1795). Faunula indica, id est Catalogus Animalium Indiae Orientalis. In: Forster, J.R. (ed.). *Zoologia indica*. Ed. Secunda. Gebaueri, Halle, 38 pp.
- Latrubesse, E.M. y Rancy, A. (1998). The late Quaternary of the Upper Juruá River, southwestern Amazonia, Brazil: geology and vertebrate paleontology. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 11: 27–46.
- Latrubesse, E.M., Bocquentin, J., Santos, C.R. y Ramonell, C.G. (1997). Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia paleontology and geology. *Acta Amazonica*, 27: 103–118.



- Latrubesse, E.M., Silva, S.F., Cozzuol, M. y Absy, M.L. (2007). Late Miocene continental sedimentation in the southwestern Amazonia and its regional significance: biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science*, 23: 61–80.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L. y Jaramillo, C. (2010). The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews*, 99: 99–124.
- Laurito, C.A., Valerio, A.L. y Gamboa, E.A.P. (2005). Los Xenarthras fósiles de la localidad de Buenos Aires de Palmares (Blancano tardío–Irvingtoniano temprano), Provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 33: 83–90.
- Layne, J.N. (2003). Armadillo: *Dasypus novemcinctus*. Pp 75–97. In: Feldhammer, G.A., Thompson, B.C. y Chapman, J.A. (eds.). *Wild Mammals in North America: Biology, Management, and Conservation*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Lesson, R.P. (1827). *Manuel de mammalogie, ou histoire naturelle de mammifères*. Roret, Paris. 441 pp.
- Letts, B. y Shapiro, B. (2010). The recovery of ancient DNA from *Dasypus bellus* provides new possibilities for investigating late Pleistocene mammal response to climate change. *Geophysical Research Abstracts*, 12: EGU2010-14443-1.
- Letts, B. y Shapiro, B. (2012). Case study: ancient DNA recovered from Pleistocene-age remains of a Florida armadillo. *Methods in Molecular Biology*, 840: 87–92.
- Linnaeus, C. (1754). Classis 1. Quadrupedia. Pp. 1–12. *Museum S.rae R.ae M:tis Adolphi Friderici Regis... Quadrupedia. Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes describuntur et determinantur*. Typographia Regia, Holmiae.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10<sup>a</sup> ed. Laurentii Salvii, Stockholm. 824 pp.

- Linnaeus, C. (1789). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classis, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 13<sup>a</sup> ed. J.B. Delamolliere, Lugduni. 500 pp.
- Lönnberg, E. (1928). Notes on some South American Edentates. *Arkiv for Zoologi* 20(10): 1–17.
- Loughry, J., McDonough, C. y Abba, A.M. (2014). *Dasypus novemcinctus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Lund, P.W. (1840). Blik paa Brasiliens Dyreverden for Sidste Jordomvaeltning. Treide Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 8: 217–272.
- Lund, P.W. (1842). Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstaettelse af Pattedyrene. *Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, 9: 137–209.
- Lydekker, R. (1894). Contribution to a knowledge of the fossil Vertebrates of Argentina — The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)*, 3: 1–118.
- Mabee, P.M. (1989). Assumptions underlying the use of ontogenetic sequences for determining character-state order. *Transactions of the American Fisheries Society*, 118: 151–158.
- Macasliter, A. (1875). A monograph of the anatomy of *Chlamyphorus truncatus* (Harlan), with notes on the structure of other species of Edentata. *The transaction of the Royal Irish Academy*, 25: 219–278.
- MacPhee, R.D.E. (1994). Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*, and a diagnosis of a new order of eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 220: 1–214.
- Madden, R.H., Guerrero, J., Kay, R.F., Flynn, J.J., Swisher III, C.C. y Walton, A.H. (1997). The Laventan Stage and Age. Pp. 499–519. In: Kay, R.F., Madden, R.H.,

- Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. (2010). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. Disponible en <<http://mesquiteproject.org>>.
- Madsen, O., Scally, M., Douady, C.J., Kao, D.J., DeBry, R.W., Adkins, R., Amrine, H.M., Stanhope, M.J., De Jong, W.W. y Springer, M.S. (2001). Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature*, 409: 610–614.
- Marcgrave, G. (1648). *Historiae rerum naturalium Brasiliae*. Pp. 1–293. In: Piso, G. y Marcgrave, G. (eds.). *Historiae naturalis Brasiliae*. F.H. Haack y L. Elzevier, Leiden y Amsterdam.
- Marshall, L.G. y Sempere, T. (1991). The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. Pp. 631–652. In: Suárez-Soruco, R. (ed.). *Fosiles y Facies de Bolivia*, Vol. I-Vertebrados. Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Santa Cruz.
- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. y Mones, A. (1984). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata – Mémoire Extraordinaire*, 1–76.
- Martin, B.E. (1916). Tooth development in *Dasypus novemcinctus*. *Journal of Morphology*, 27: 647–691.
- Martínez, J.-N. y Rincón, A.D. (2010). Los Xenarthra Cingulata del Noroeste del Perú. Resúmenes extendidos del XV Congreso Peruano de Geología. *Sociedad Geológica del Perú, Publicación Especial*, 9: 432–435.
- McBee, K. y Baker, R.J. (1982). *Dasypus novemcinctus*. *Mammalian Species*, 162: 1–9.
- McDonald, H.G. (2003). Xenarthran skeleton anatomy: primitive or derived? (Mammalia, Xenarthra). In: Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Storch, G. (eds.).

- Morphological studies in fossil and extant Xenarthra (Mammalia). *Senckenbergiana biologica*, 83(1): 1–101.
- McDonald, H.G. (2005). Paleocology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4): 319–340.
- McDonald, H.G. y Naples, V.L. (2007). Xenarthra. Pp. 147-160. In: Janis, C., Gunnell, G. y Uhen, M. (eds.). *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Vol. 2: Marine Mammals and Smaller Terrestrial Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. (1997). *Classification of mammals above the species level*. New York, Columbia University Press. 640 pp.
- McNab, B.K. (1980) Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *Journal of Mammalogy*, 61: 606–627.
- Miles, S. (1941). The shoulder anatomy of the armadillo. *Journal of Mammalogy*, 22(2): 157–169.
- Milne, N. y O'Higgins, P. (2012). Scaling of form and function in the xenarthran femur: 100-fold increase in body mass is mitigated by repositioning of the third trochanter. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3449–3456.
- Milne, N., Vizcaíno, S.F. y Fernicola, J.C. (2009). A 3D morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278(1): 48–56.
- Moeller, W. (1968). Allometrische Analyse der Gürteltierschädel. Ein Beitrag zur Phylogenie der Dasypodidae Bonaparte, 1838. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 85: 411–528.
- Möller-Krull, M., Delsuc, F., Churakov, G., Marker, C., Superina, M., Brosius, J., Douzery, E.J. y Schmitz, J. (2007). Retroposed elements and their flanking regions resolve the evolutionary history of xenarthran mammals (armadillos, anteaters, and sloths). *Molecular Biology and Evolution*, 24(11): 2573–2582.

- Mondolfi, E. (1967). Descripción de un nuevo armadillo del género *Dasypus* de Venezuela (Mammalia-Edentata). *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 78: 149–167.
- Mones, A. (1986). Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista Preliminar y Bibliográfica. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 82: 1–625.
- Monteiro, L.R. (2000). Geometric morphometric and the development of complex structures: ontogenetic changes in scapular shape of dasypodid armadillos. *Hystrix*, 11: 91–98.
- Monteiro, L.R. y Abe, A.S. (1999). Functional and historical determinants of shape in the scapula of Xenarthran mammals: the evolution of a complex morphological structure. *Journal of Morphology*, 241: 251–263.
- Montes, C., Bayona, G., Cardona, A., Buchs, D.M., Silva, C.A., Moron, S.E., Hoyos, N., Ramirez, D.A., Jaramillo, C. y Valencia, V. (2012). Arc-continent collision and orocline formation: closing of the Central American Seaway. *Journal of Geophysical Research*, 117, DOI:10.1029/2011JB008959.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. (1891). Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata*, 1: 222–236.
- Morgan, G.S. (2005). The Great American Biotic Interchange in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4): 271–311.
- Murphy, W.J., Eizirik, E., Johnson, W.E., Zhang, Y.P., Ryder, O.A., O'Brien y S.J. (2001a). Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, 409: 614–618.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C.J., Teeling, E., Ryder, O.A., Stanhope, M.J., De Jong, W.W. y Springer, M.S. (2001b). Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science*, 294: 2348–2351.

- Murphy, W.J., Pringle, T.H., Crider, T.A., Springer, M.S. y Miller, W. (2007). Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Research*, 17: 413–421.
- NatureServe (2014). Predicted distribution of *Dasypus pilosus*. <[http://cheetah.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/maps\\_dist\\_mammals/Dasypus\\_pilosus.jsp](http://cheetah.natureserve.org/aboutUs/latinamerica/maps_dist_mammals/Dasypus_pilosus.jsp)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Negri, F.R., Bocquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. y Antoine, P.O. (2010). A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. Pp. 245–258. In: Hoorn, C. y Wesselingh F.P. (eds.). *Amazonia: landscape and species evolution*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Novacek, M.J. (1977). Aspects of the problem of variation, origin, and evolution of the eutherian auditory bulla. *Mammal Review*, 7: 131–149.
- Novacek, M.J. (1992). Mammalian phylogeny: shaking the tree. *Nature*, 356: 121–125.
- Oliveira, É.V. (1999). Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. In Tonni, E.P. y Cione, A.L. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 61–73.
- Oliveira, É.V. y Bergqvist, L.P. (1998). A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 5: 35–40.
- Oliveira, É.V. y Pereira, J.C. (2009). Intertropical cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: systematic and paleobiogeographical aspects. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 167–178.
- Oliveira, É.V., Ribeiro, A.M. y Bergqvist, L.P. (1997). A new Oligocene Cingulate (Mammalia: Xenarthra) from the Taubaté Basin, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69(4): 461–470.
- Oliveira, É.V., Barreto, A.M.F. y Alves, R.S. (2009). Aspectos sistemáticos, paleobiogeográficos e paleoclimáticos dos mamíferos quaternários de Fazenda Nova, PE, nordeste do Brasil. *Gaea*, 5(2): 75–85.

- Oliveira, É.V., Porpino, K.O. y Silva, F.M. (2013). New material of *Pachyarmatherium* from the late Pleistocene of northeastern Brazil: insights into its morphology and systematics. *Paläontologische Zeitschrift*, 87(4): 505–513.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G.A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66(3): 498–532.
- Pacheco, V. (2002). Mamíferos del Perú. Pp. 503–550. In: Ceballos, G. y Simonetti, J. (eds.). *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. CONABIO - UNAM. México, D.F.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E.P. (1965). Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6: 165–194.
- Patterson, B. y Pascual, R. (1968). Evolution of mammals on southern continents. *Quarterly Review of Biology*, 43: 409–451.
- Patterson, B. y Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. Pp. 247–309. In: Keast, A., Erk, F. y Glass, B. (eds.). *Evolution, mammals, and southern continents*. State University of New York Press, Albany.
- Patterson, B., Segall, W. y Turnbull, W.D. (1989). The ear region in Xenarthrans (=Edentata: Mammalia). Part I, Cingulates. *Fieldiana (Geology)*, 18: 1–46.
- Patterson, B., Segall, W., Turnbull, W.D. y Gaudin, T.J. (1992). The ear region in Xenarthra (=Edentata: Mammalia). Part. II. Pilosa (sloths, anteaters), palaeonodons, and a miscellany. *Fieldiana (Geology)*, 1438: 1–79.
- Paula-Couto, C. (1949). Novas observações sobre paleontologia e geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí. *Notas Preliminares e Estudos, Ministério da Agricultura, Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineração*, 49.
- Paula-Couto, C. (1973). Edentados fósseis de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 45: 261–275.

- Paula-Couto, C. (1979). *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 590 pp.
- Paula-Couto, C. (1980). *Propraopus punctatus* (Lund, 1840) no Pleistoceno de Cerca Grande, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52: 323–325.
- Paula-Couto, C. (1982). Pleistocene armadillo from Cantagalo, State of Rio de Janeiro. *Iheringia, série Geologia*, 7: 65–68.
- Paula-Couto, C. (1983). Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, VI – Edentata Cingulata. *Iheringia, Série Geologia*, 8: 33–49.
- Pelzeln, A. von. (1883). Brasilische Säugethiere. Resultate von Johann Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 33 (Suppl): 1–140.
- Pessôa, J.B., Lima, D.T., Abrantes, É.A.L, Porpino, K.O. y Avilla, L.S. (2008). Systematic revision of long-nosed armadillos (Mammalia, Cingulata, Dasypodidae). Boletim de Resumos do VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. *Paleontologia em Destaque, Edição Especial*: 161–162.
- Peters, W. (1864). Über neue Arten de Saugethier-gattungen *Geomys*, *Haplodon* und *Dasypus*. *Monatsbericht der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1865: 177–181.
- Pitana, V.G. y Ribeiro, A.M. (2007). Novos materiais de *Propraopus* Ameghino, 1881 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) do Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, 3: 60–67.
- Pons, D. (1969). A propos d'une Goupiaceae du Tertiaire de Colombie: *Goupioxylon stutzeri* Schonfeld. *Palaeontographica*, 128: 65–80.
- Porpino, K.O. (1999). Estudo dos Cingulata (Xenarthra, Mammalia) fósseis depositados no Museu Câmara Cascudo, Natal-RN. *Anuário do Instituto de Geociências-UFRJ*: 22.
- Porpino, K.O., Fernicola, J. C. y Bergqvist, L. P. (2009). A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the Late



- Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3): 881–893.
- Prasad, A.B., Allard, M.W., Program, N.C.S. y Green, E.D. (2008). Confirming the phylogeny of mammals by use of large comparative sequence data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1795–1808.
- Pujos, F. y De Iuliis, G. (2007). Late Oligocene Magatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): new data on basal sloth radiation and Cingulata-Tardigrada split. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1): 132–144.
- Rabassa, J., Coronato, A.M. y Salemme, M. (2005). Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Science*, 20: 81–103.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. (1992). *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone, Chile, Argentina, Uruguay, and Paraguay*. Vol. 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Reiss, K. Z. (2001). Using phylogenies to study convergence: the case of the ant-eating mammals. *American Zoologist*, 41(3): 507–525.
- Repetto, F. (1977). Un mamífero fósil nuevo en el Terciario del Ecuador (Azuay, Cañar). *Tecnológica, Escuela Politécnica del Litoral (Guayaquil)*, 1: 33–38.
- Rey, O. (1990). Análisis comparativo y correlación de las formaciones Codore y La Vela, estado Falcón. Disertación de M.Sc. Facultad de Ingeniería, Universidad Central de Venezuela, 163 pp.
- Rey, O. (1997). Vergel, Miembro (Formación San Gregorio). PDVSA. <<http://www.pdv.com/lexico/v13w.htm>>. Accedido el 8 de Agosto del 2014.
- Reyes, A., Gissi, C., Catzeflis, F., Nevo, E., Pesole, G. y Saccone, C. (2004). Congruent mammalian trees from mitochondrial and nuclear genes using Bayesian methods. *Molecular Biology and Evolution*, 21: 397–403.

- Ribeiro, A.M., Madden, R.H., Negri, F.R., Kerber, L., Hsiou, A.S. y Rodrigues, K.A. (2013). Mamíferos fósiles y biocronología en el Suroeste de la Amazonia, Brasil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 14: 207–221.
- Rincón, A.D. y White, R.S. (2007). Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 41: 2–12.
- Rincón, A.D., White, R.S. y McDonald, G.H. (2008). Late Pleistocene Cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte tar pits, Sierra de Perijá, western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1): 197–207.
- Robertson, J.S. (1976). Latest Pliocene mammals from Haile XVA, Alachua County, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum*, 20(3): 111–186.
- Rose, K.D. y Emry, R.J. (1993). Relationships of Xenarthra, Pholidota, and fossil "Edentates": the morphological evidence. Pp. 81–102. In: Sazlay, F.S., Novacek, M.J. y McKenna, M.C. (eds.). *Mammal phylogeny (placentals)*. Springer-Verlag, New York.
- Rose, K.D., Emry, R.J., Gaudin, T.J. y Storch, G. (2005). Xenarthra and Pholidota. Pp: 107–126. In: Rose, K.D. y Archibald, J.D. (eds.). *The rise of the placental mammals: origins and relationships of the major extant clades*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, 25: 1–247.
- Salas-Gismondi, R., Tejada, J. y Antoine, P-O. (2011). Evidence on the tropical history of Paleogene Cingulata. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes*, 48: R127–R128.
- Sarich, V.M. (1985). Xenarthran systematics: albumin immunological evidence. Pp. 77–81. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J., Quiroz, L. y Sánchez-Villagra, M.R. (2013). Crocodylian

- diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications*, DOI: 10.1038/ncomms2940.
- Schimitz, P.I. (1990). O povoamento pleistocênico do Brasil. *Revista de Arqueologia Americana*, 1: 9–32.
- Schubert, B.W. y Graham, R.W. (2000). Terminal Pleistocene armadillo (*Dasypus*) remains from the Ozark Plateau, Missouri, USA. *PaleoBios*, 20(1): 1–6.
- Schulthess, B. (1920). Beiträge zur Kenntnis der Xenarthra auf Grund der “Santiago Roth’schen Sammlung” des Zoologischen Museum der Universität Zürich. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft*, 44: 1–119.
- Scillato-Yané, G.J. (1976). Dasypodidae from Riochican of Itaboraí (Brazil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 48: 527–530.
- Scillato-Yané, G.J. (1980). Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de la República Argentina. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 3: 7–36.
- Scillato-Yané, G.J. (1982). Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 159 pp.
- Scillato-Yané, G.J. (1986). Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 151–155.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Ortiz-Jaureguizar, E. (1995). Los xenartros. Pp. 183–209. In: Alberdi, M.T., Leone, G. y Tonni, E.P. (eds.). *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías del CSIC 12, Madrid, España.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Tonni, E.P. y Noriega, J.I. (2005). Palaeobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Science*, 20(1/2): 131–138.

- Scillato-Yané, G.J., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A.A., González-Ruiz, L.R., Krmpotic, C.M., Oliva, C. y Zamorano, M. (2013). Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del 'Conglomerado Osífero' (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 14: 118–134.
- Scott, W.B. (1903–04). Mammalia of the Santa Cruz Beds. Part 1: Edentata. *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*, 5: 1–364.
- Shapiro, B., Graham R.W. y Letts, B. (2014). A revised evolutionary history of armadillos (*Dasypus*) in North America based on ancient mitochondrial DNA. *Boreas*, DOI: 10.1111/bor.12094.
- Shaw, C.A. y McDonald, H.G. (1987). First record of Giant Anteater (Xenarthra, Myrmecophagidae) in North America. *Science*, 236: 186–188.
- Shoshani, J. y McKenna, M.C. (1998). Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3): 572–584.
- Simpson, G.G. (1929). Pleistocene mammalian fauna of the Seminole Field, Pinellas County, Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56: 561–599.
- Simpson, G.G. (1931). *Metacheiromys* and the Edentata. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59: 295–381.
- Simpson, G.G. (1932). Enamel on the teeth of an Eocene edentate. *American Museum Novitates*, 567: 1–4.
- Simpson, G.G. (1943). Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 44: 145–178.
- Simpson, G.G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1–335.
- Simpson, G.G. (1948). The beginning of the Age of Mammals in South America. Part I. Introduction, Edentata, Condylarthra, Litopterna, and Notioprotogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91: 1–232.

- Simpson, G.G. (1951). The species concept. *Evolution*, 5: 285–298.
- Slowinski, J.B. (1993). ‘Unordered’ versus ‘ordered’ characters. *Systematic Biology*, 42: 155–165.
- Smith, K.K. y Redford, K.H. (1990). The anatomy and function of the feeding apparatus in two armadillos (Dasypoda): anatomy is not destiny. *Journal of Zoology*, 222: 27–47.
- Soilbelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E. y Krmpotic, C.M. (2010). Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3): 449–469.
- Soilbelzon, E., Medina, M. y Abba, A.M. (2012). Late Holocene armadillos (Mammalia, Dasypodidae) of the Sierras of Córdoba, Argentina: zooarchaeology, diagnostic characters and their paleozoological relevance. *Quaternary International*, 299: 72–79.
- Spillman, F. (1931). *Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit (I. Teil)*. Universidad Central, Quito. 112 pp.
- Springer, M.S. y Murphy, W.J. (2007). Mammalian evolution and biomedicine: new views from phylogeny. *Biological Reviews*, 82: 375–392.
- Springer, M.S., Meredith, R.W., Janecka, J.E. y Murphy, W.J. (2011). The historical biogeography of Mammalia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 2478–2502.
- Spurgen, A.M. (1904). Enamel in the teeth of an embryo edentate (*Dasypus novemcinctus*). *American Journal of Anatomy*, 3: 75–84.
- Stainforth, R.M. (1962). Definitions of some new stratigraphic units in western Venezuela: Las Pilas, Cocuiza, Vergel, El Jebe, Tres Esquinas and Nazaret. *Boletín de la Asociación Venezolana de Geología y Minería y Petroleo*, 5: 279–282.

- Stangl, F.B. Jr, Beauchamp, S.L. y Konermann, N.G. (1995). Cranial and dental variation in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus*, from Texas and Oklahoma. *Texas Journal of Science*, 47: 89–100.
- Stock, C. (1942). A ground sloth in Alaska. *Science*, 95: 552–553.
- Storch, G. (1981). *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozan der "Grubbe Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). *Senckenbergiana Lethaea*, 61: 247–289.
- Superina, M. y Abba, A.M. (2014). *Dasypus pilosus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Superina, M., Trujillo, F., Arteaga, M. & Abba, A.M. (2014). *Dasypus sabanicola*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Accedido el 8 de Agosto de 2014.
- Szalay, F.S. y Schrenk, F. (1998). The Middle Eocene *Eurotamandua* and a Darwinian phylogenetic analysis of "Edentates". *Kaupia*, 7: 97–186.
- Talmage, R.V. y Buchanan, G.D. (1954). The armadillo (*Dasypus novemcinctus*). A review of its natural history, ecology, anatomy and reproductive physiology. *Rice Institute Pamphlet, Monograph in Biology*, 41(2): 1–135.
- Taulman, J.F. y Robbins, L.W. (1996). Recent range expansion and distributional limits of the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) in the United States. *Journal of Biogeography*, 23(5): 635–648.
- Tedford, R.H., Albright III, L.B., Barnosky, A.D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt Jr. R.M., Storer, J.E., Swisher III, C.C., Voorhies, M.R., Webb, A.D. y Whistler, D.P. (2004). Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (Late Oligocene through early Pliocene epochs), North America. Pp. 169–231. In: Woodburne, M.O. (ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*. Columbia University Press, New York.

- Tejedor, M.F., Goin, F.J., Gelfo, J.N., López, G., Bond, M., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Woodburne, M.O., Chornogubsky, L., Aragón, E., Reguero, M., Czaplewski, N., Vincon, S., Martin G. y Ciancio M. (2009). New Early Eocene Mammalian Fauna From Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates*, 3638: 1–43.
- Thomas, O. (1911). The mammals of the tenth edition of Linnaeus; an attempt to fix the types of the genera and the exact bases and localities of the species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1911: 120–158.
- Thomas, O. (1927). The Godman-Thomas Expedition to Peru. V. Mammals collected by Mr. R. W. Hendee in the province of San Martin, N. Peru, mostly at Yurac Yacu. *Annals and Magazine Natural History*, 9<sup>th</sup> ser., 19: 361–375.
- Tomes, C.S. (1874). On the existence of an enamel organ in an armadillo (*Tatusia peba*). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 53: 44–48.
- Tonni, E., Prado, J., Fidalgo, F. y Laza, J. (1992). El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. *III Jornadas Geológicas Bonaerenses*, Actas: 113–118. La Plata, Argentina.
- Trouessart, E.-L. (1898). Fasciculus V. Sirenia, Cetacea, Edentata, Marsupialia, Allotheria, Monotremata. Pp: 999–1264. In: *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*, Tomo II. R. Friedländer & Sohn, Berolini.
- Trouessart, E.-L. (1905). Cetacea, Edentata, Marsupialia, Allotheria, Monotremata. Pp: 753–929. In: *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum (1899–1904)*, Tomo IV. R. Friedländer & Sohn, Berolini.
- Ubilla, M. y Perea, D. (1999). Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 75–90.
- Ubilla, M., Perea, D., Goso, C. y Lorenzo, N. (2004). Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International*, 114: 129–142.

- Valerio, A.L. y Laurito, C.A. (2011). Nuevos hallazgos de Mammalia, Xenarthra (Cingulata) y confirmación del registro de *Pachyarmatherium leiseyi* Downing & White, 1995 en la localidad de Buenos Aires de Palmares, Provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 44: 131–139.
- Van Dijk, M.A.M., Paradis, E., Catzeplis, F. y De Jong, W.W. (1999). The virtues of gaps: xenarthran (Edentate) monophyly supported by a unique deletion in alpha A-Crystallin. *Systematic Biology*, 48: 94–106.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. (2006). Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Journal of Morphology*, 267: 1273–1283.
- Vicq-D'Azyr, F. (1792). *Système Anatomique. Quadrupèdes*. Encyclopédie méthodique. Vol. 2. Panckoucke, Paris. 632 pp.
- Victer, G.D. (2011). Análise paleohistológica dos osteodermos dos cingulados (Xenarthra, Mammalia) do paleógeno brasileiro. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado/Modalidade Zoologia), Curso de Graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 44 pp.
- Vizcaíno S.F. (1990). Sistemática y evolución de los Dasypodinae Bonaparte, 1838 (Mammalia, Dasypodidae). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 553 pp.
- Vizcaíno, S.F. (1994). Sistemática y Anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana*, 31: 3–13.
- Vizcaíno, S.F. (1995). Identificación específica de las “mulitas”, género *Dasypus* L. (Mammalia, Dasypodidae), del noroeste argentino. Descripción de una nueva especie. *Mastozoología Neotropical*, 2(1): 5–13.
- Vizcaíno, S.F. (1997). Armadillos del noroeste argentino (Provincias de Jujuy y Salta). *Edentata*, 3: 7–10
- Vizcaíno, S.F. y Milne, N. (2002). Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology*, 257(1): 117–127.



- Vizcaíno, S.F., Perea, D. y Ubilla, M. (1995). Presencia de *Dasypus* (Mammalia Edentata, Dasypodidae) en la formación Sopas (Pleistoceno tardío de Uruguay). Distribución cronológica del género. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 95–99.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. y Mazzetta, G. (1999). Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica*, 44: 309–320.
- Vizcaíno, S.F., Rinderknecht, A. y Czewonogora, A. (2003). An enigmatic Cingulata (Mammalia: Xenarthra) from the Late Miocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 981–983.
- Voorhies, M.R. (1987). Fossil armadillos in Nebraska: the northernmost record. *Southwest Naturalist*, 32: 237–243.
- Vucetich, M.G., Reguero, M.A., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A.A., Deschamps, C.M., Gelfo, J.N., Goin, F.J., López, G.M., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Scillato-Yané, G.J. y Vieytes, E.C. (2007). Mamíferos continentales del Paleógeno argentino: las investigaciones de los últimos cincuenta años. *Asociación Paleontologica Argentina, Publicación Especial*, 11: 239–255.
- Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Aguilera, O. y Sánchez-Villagra, M. (2010). The Tropics as reservoir of otherwise extinct mammals: the case of rodents from a new Pliocene faunal assemblage from northern Venezuela. *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 265–273.
- Waddell, P., Okada, N. y Hasegawa, M. (1999). Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology*, 48: 1–5.
- Waddell, P.J., Kishino, H. y Ota, R. (2001). A phylogenetic foundation for comparative mammalian genomics. *Genome Inform*, 12: 141–154.
- Webb, S. (2006). The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 245–257.

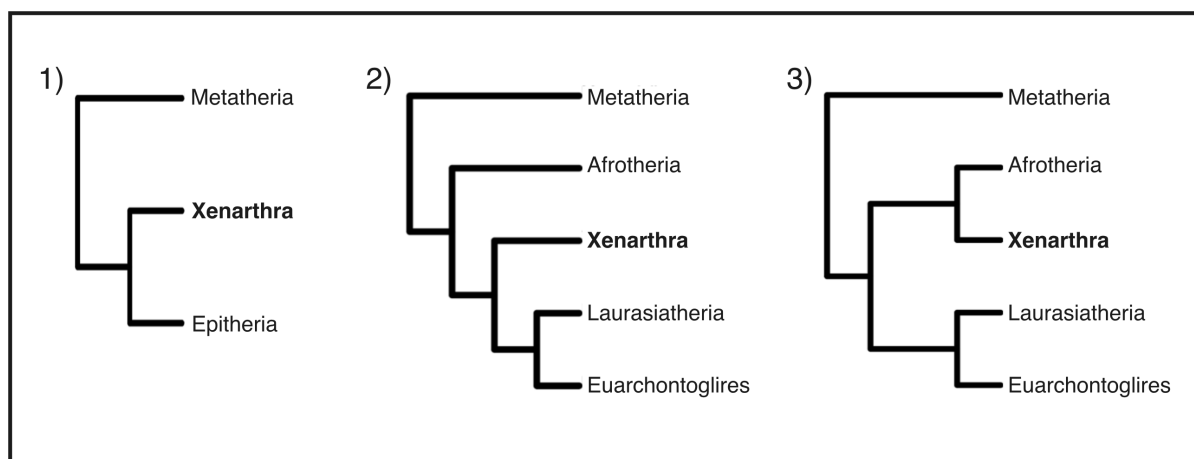
- Weiss, L.P. y Wislocki, G.B. (1956). Seasonal variation in hematopoiesis in the dermal bones of the nine-banded armadillo. *The Anatomical Record*, 126: 143–163.
- Wetzel, R.M. (1982). Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345–375. In: Mares, M.A. y Genoways, H.H. (eds.). *Mammalian biology in South America. Special Publications Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh*, 6: 1–539.
- Wetzel, R.M. (1985). Taxonomy and distribution of armadillos. Pp. 23–46. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Wetzel, R.M. y Mondolfi, E. (1979). The subgenera and species of long-nosed armadillos, genus *Dasypus*. Pp. 43–63. In: Eisenberg, J.F. (ed.). *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropic*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Wetzel, R.M., Gardner, A.L., Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. (2007). Order Cingulata. Pp. 128–157. In: Gardner, A.L. (ed.). *Mammals of South America, Vol. 1 – Marsupial, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Wible, J.R. (2010). Petrosal anatomy of the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). *Annals of the Carnegie Museum*, 79(1): 1–28.
- Wible, J.R. y Gaudin, T.J. (2004). On the cranial osteology of the yellow armadillo *Euphractus sexcinctus* (Dasypodidae, Xenarthra, Placentalia). *Annals of Carnegie Museum*, 73(3): 117–196.
- Wible, J.R., Rougier, G.W., Novacek, M.J. y Asher, R.J. (2007). Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary. *Nature*, 447(7147): 1003–1006.
- Wilkinson, M. (1992). Ordered versus unordered characters. *Cladistics*, 8: 375–385.

- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3<sup>rd</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2122 pp.
- Winge, H. (1915). Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, 3(2): 1–321.
- Winge, H. (1923). *Pattedyr-Slaegter. I. Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata*. Hagarup, Copenhagen. 360 pp.
- Wolf, D., Kalthoff, D.C. y Sander, P.M. (2011). Osteoderm histology of the Pampatheriidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): implications for systematics, osteoderm growth, and biomechanical adaptation. *Journal of Morphology*, 273: 388–561.
- Wolf, T. (1875). Geognostische Mittheilungen aus Ecuador. 4: Kritische Zusammenstellung der in Ecuador stattgefundenen Vulkan-Ausbrüche und Erdleben seit der Zeit der Conquista. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paläeontologie*, 152–170.
- Wolf, T. (1892). *Geografía y geología del Ecuador*. F.A. Brockhaus, Leipzig. 672 pp.
- Woodburne, M. (2010). The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17: 245–264.
- Yepes, J. (1928). Los “Edentata” argentinos. Sistemática y distribución. *Revista de la Universidad de Buenos Aires*, ser. 2a, 1: 461–515.
- Yepes, J. (1933). Una nueva especie de "mulita" (Dasypodidae) para el norte argentino. *Physis*, 11: 225–232.
- Zamorano, M. y Scillato-Yané, G.J. (2008). Registro de *Dasypus* (*Dasypus novemcinctus*) en el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *BioScriba*, 1: 17–26.
- Zárate, M.A., Schultz, P.H., Blasi, A., Heil, C., King, J. y Hames, W. (2007). Geology and geochronology of type Chasicóan (late Miocene) mammal-bearing deposits

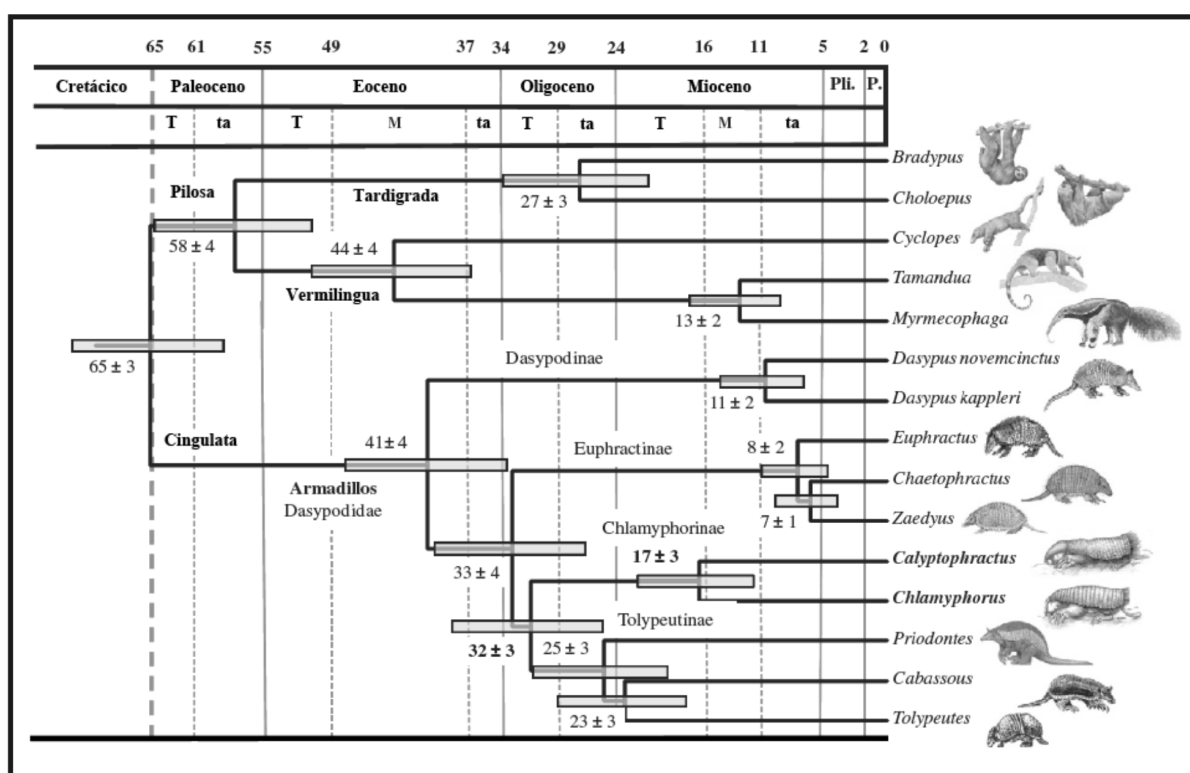
of Buenos Aires (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 23: 81–90.

Zurita, A.E., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J y Tonni, E.P. (2004). Mamíferos extintos del Cuaternario de la Provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile*, 31(1): 65–87.

Zurita, A.E., Oliveira, É.V., Toriño, P., Rodriguez-Bualó, S.M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C. y Krapovickas, J. (2011). On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie*, 97(1-2): 63–83.

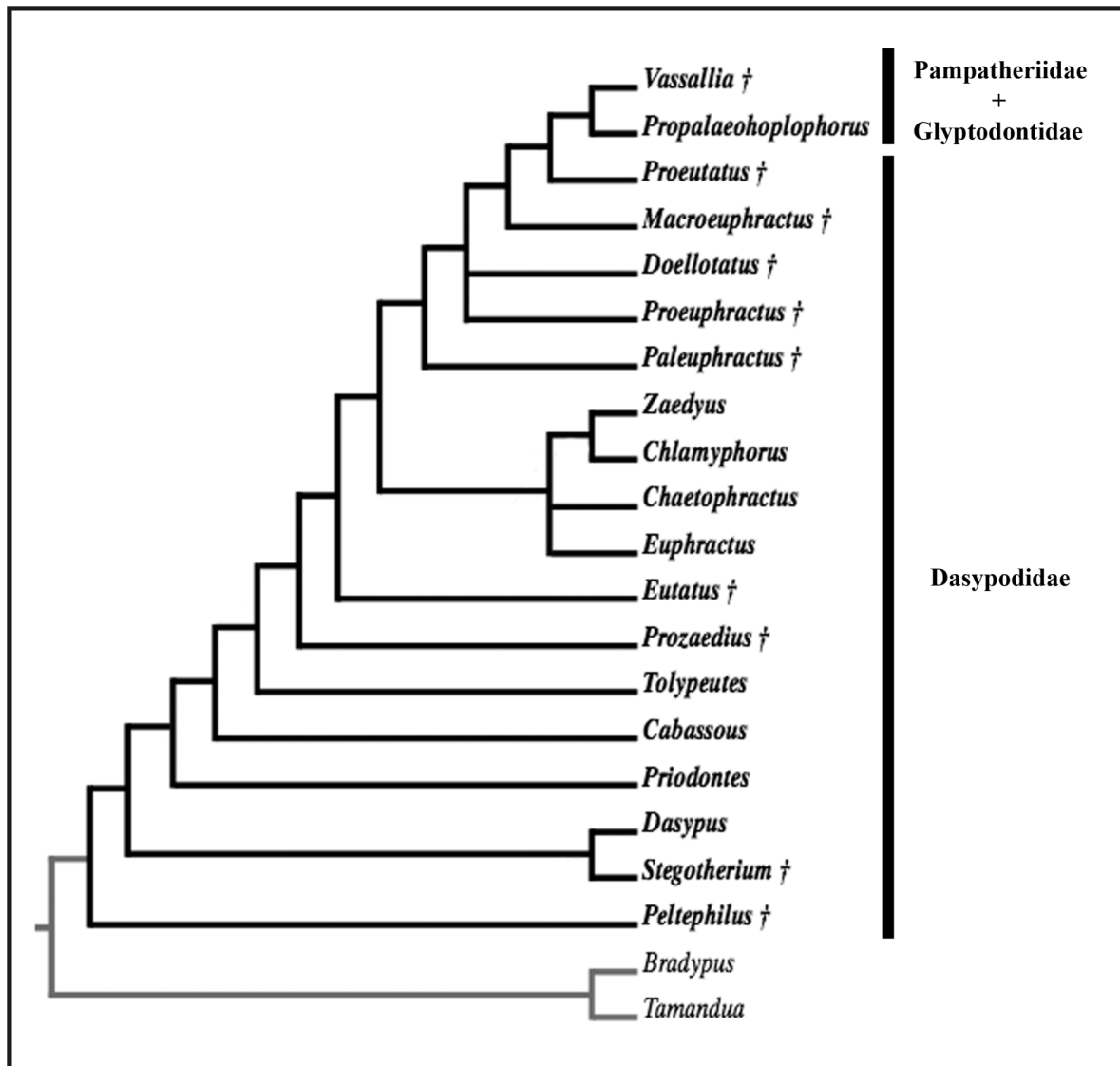


**Figura 1.1.** Principales hipótesis de relación de los Xenarthra con otros mamíferos, según datos moleculares. 1) Hipótesis Epitheria; 2) Hipótesis Exafroplacentalia; 3) Hipótesis Atlantogenata.

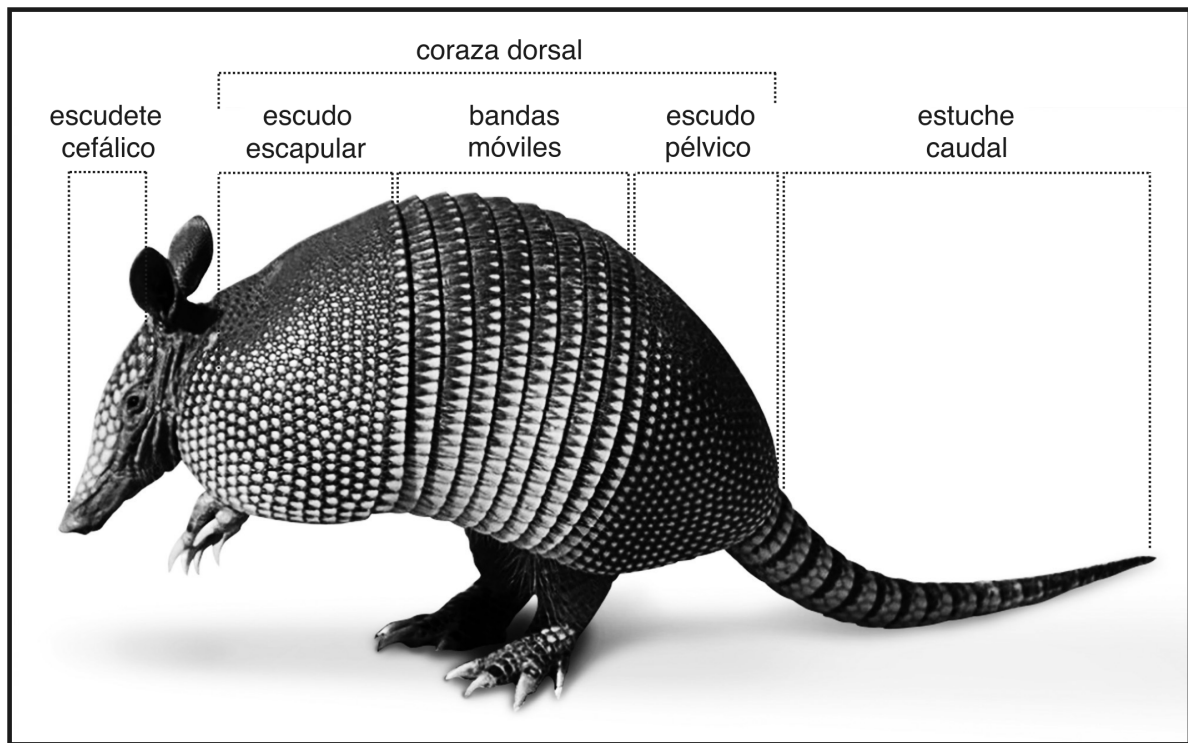


**Figura 1.2.** Hipótesis de relación entre los principales subgrupos de Xenarthra actuales y tiempos de divergencia en millones de años, estimados con base en datos moleculares.

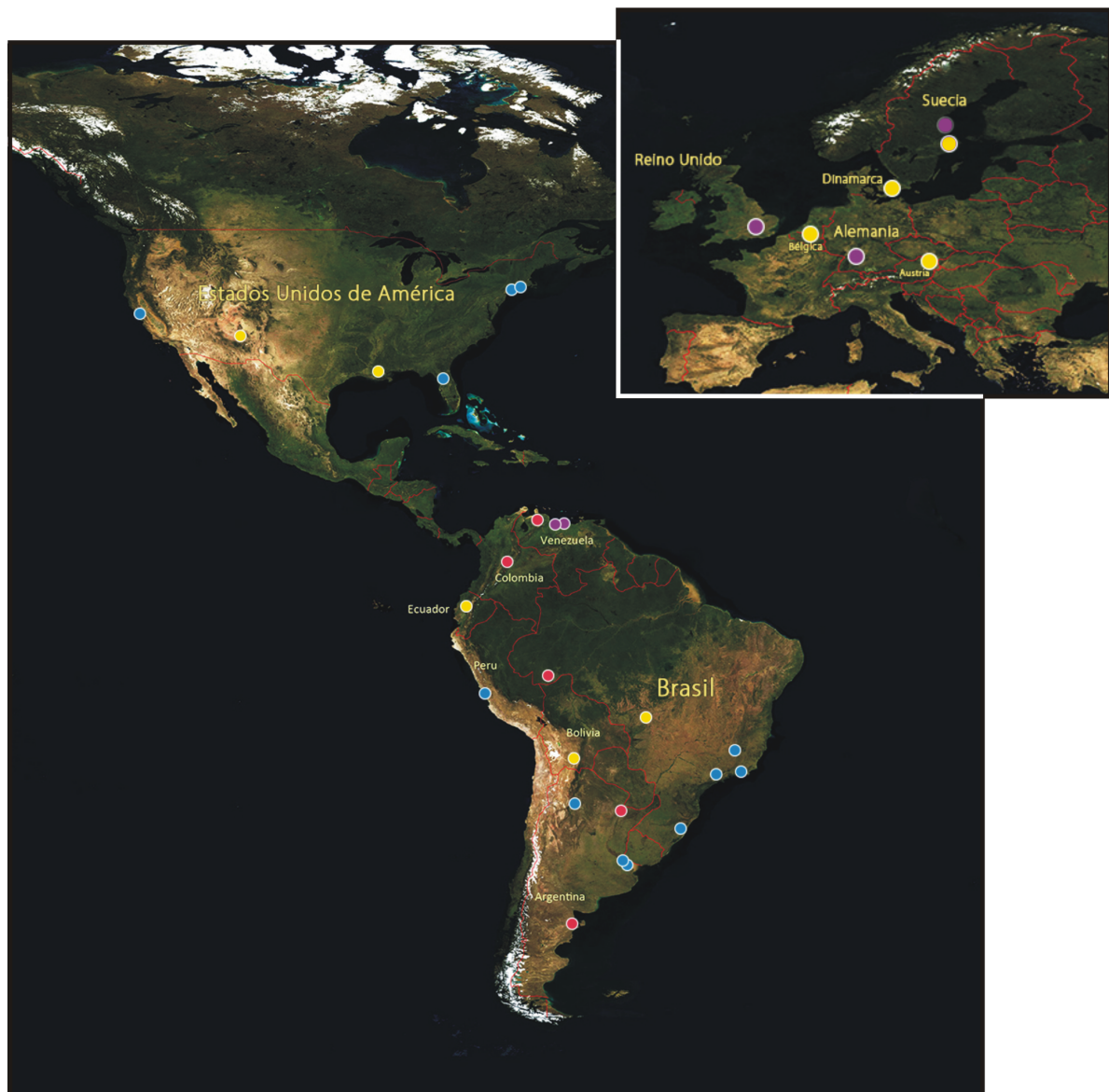
Modificado de Delsuc et al. (2012).



**Figura 1.3.** Hipótesis de relación entre los Cingulata, indicando una mayor afinidad entre pampaterios y gliptodontes, y la parafilia de Dasypodidae *sensu lato*. Modificado de Gaudin y Wible (2006).

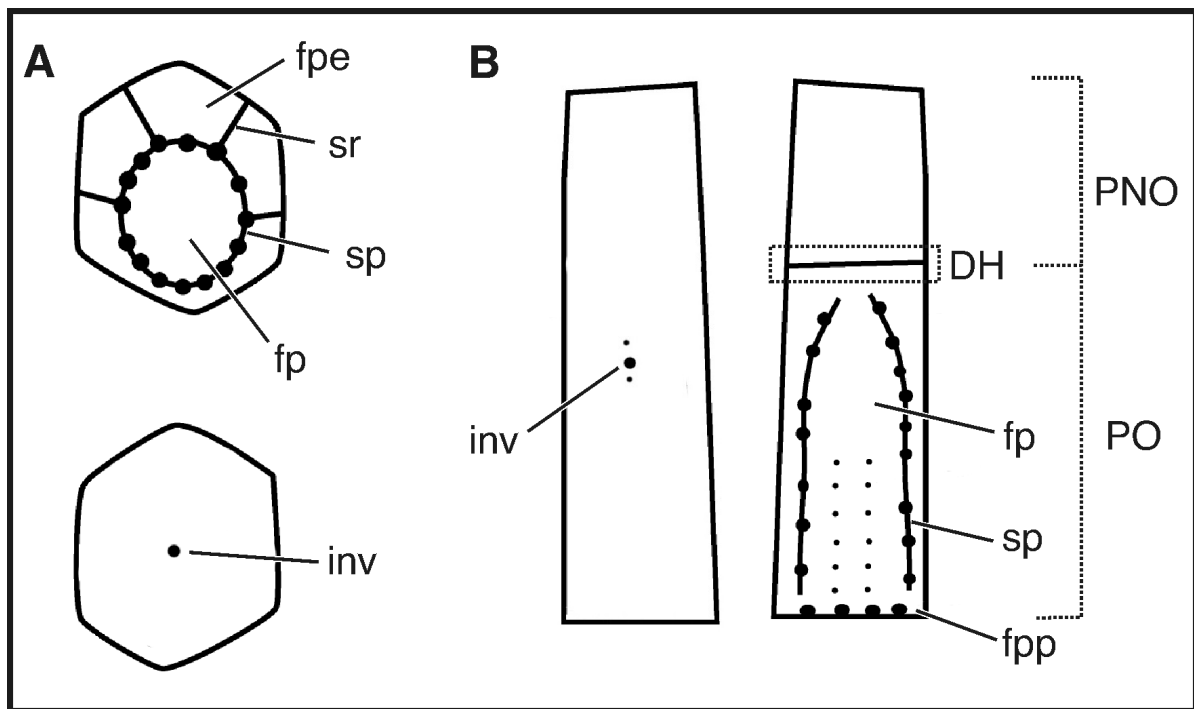


**Figura 1.4.** Partes de la coraza en *Dasypus*. Foto: Richard Anderson.



**Figura 2.1.** Mapa con las instituciones con ejemplares citados en esta tesis. ●, visitadas personalmente; ●, accedidas por medio de préstamos; ●, accedidas por medio de fotografías; y ●, materiales no analizados.

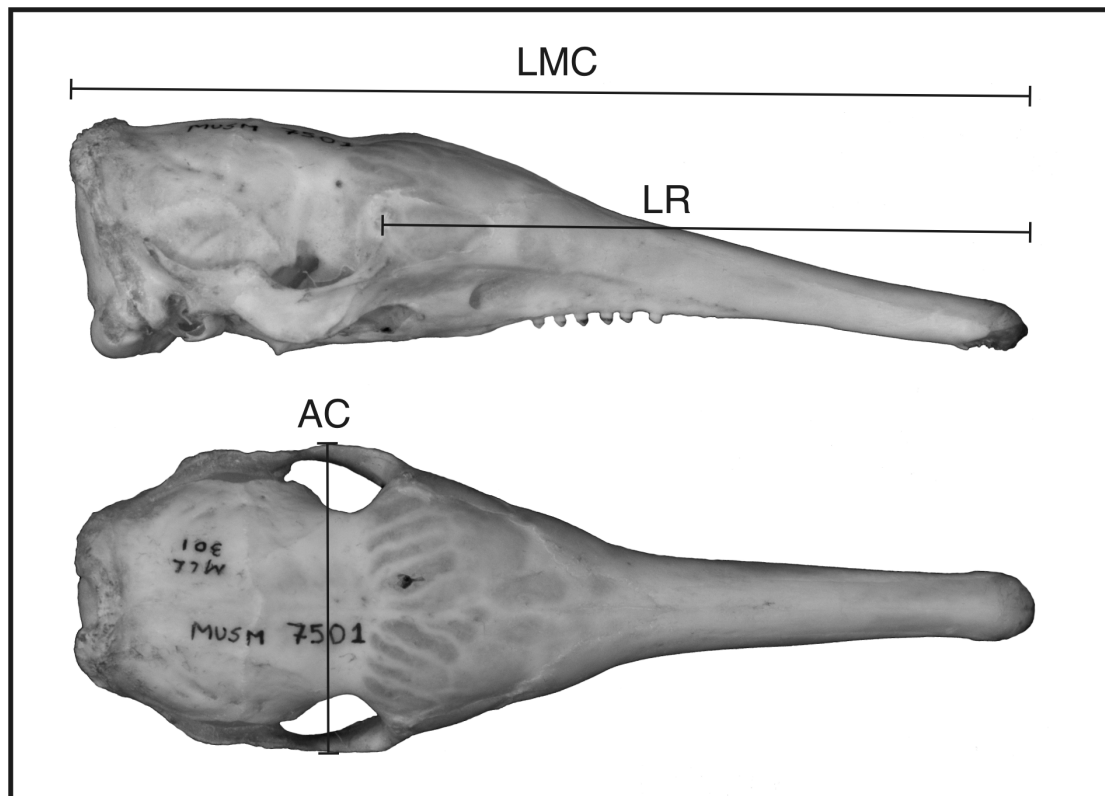




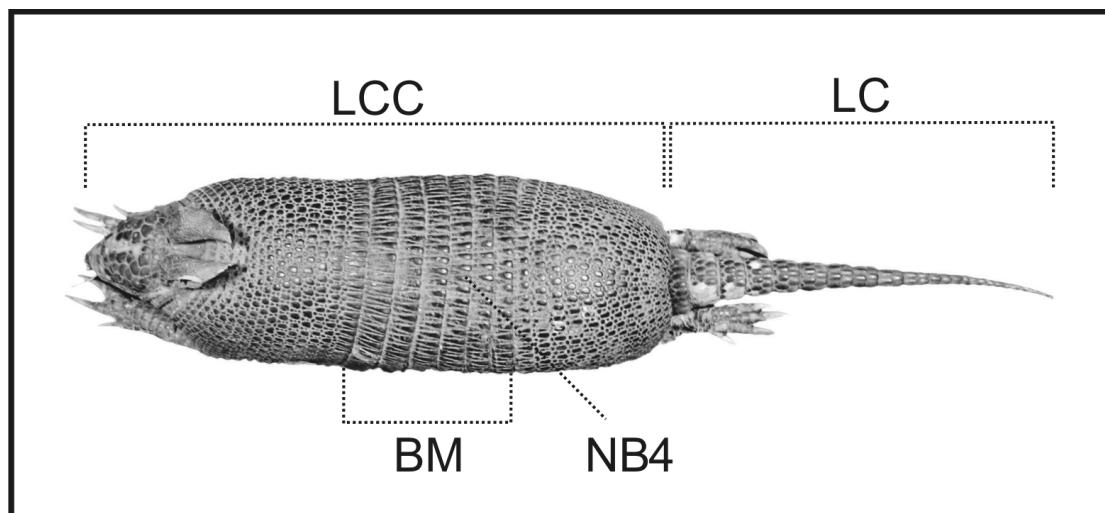
**Figura 2.2.** Esquema de los osteodermos fijo (A) y móvil (B) de *Dasypus punctatus*, indicando sus estructuras externas y la terminología adoptada. Abreviaturas: **DH**, depresión horizontal; **fp**, figura principal; **fpe**, figura periférica; **fpp**, forámenes pilíferos en el borde posterior; **inv**, foramen de ingreso neurovascular; **PNO**, porción no-ornamentada o tecla; **PO**, porción ornamentada; **sp**, surco principal; **sr**, surco radial.

Ma	Épocas	Unidad Cronostr. Am. del Sur	Unidad Cronostr. Am. del Norte
	Holoceno	Lujanense	Rancholabrense
		Bonaerense	Irvingtoniense
— 2	Pleistoceno	Ensenadense	Blanquense
		Marplatense	
— 4	Plioceno	Chapadmalense	
— 6	Mioceno	Montehermosense	Hemphiliense
— 8		Huayqueriense	
— 10		Chasicoense	
— 12		Mayoense	Clarendoniense
— 14		Laventense	
— 16		Colloncureense	Barstoviense
— 18		Friasense?	
— 20		Santacrucense	Hemingfordiense
— 22		Colhuehuapense	Arikareense

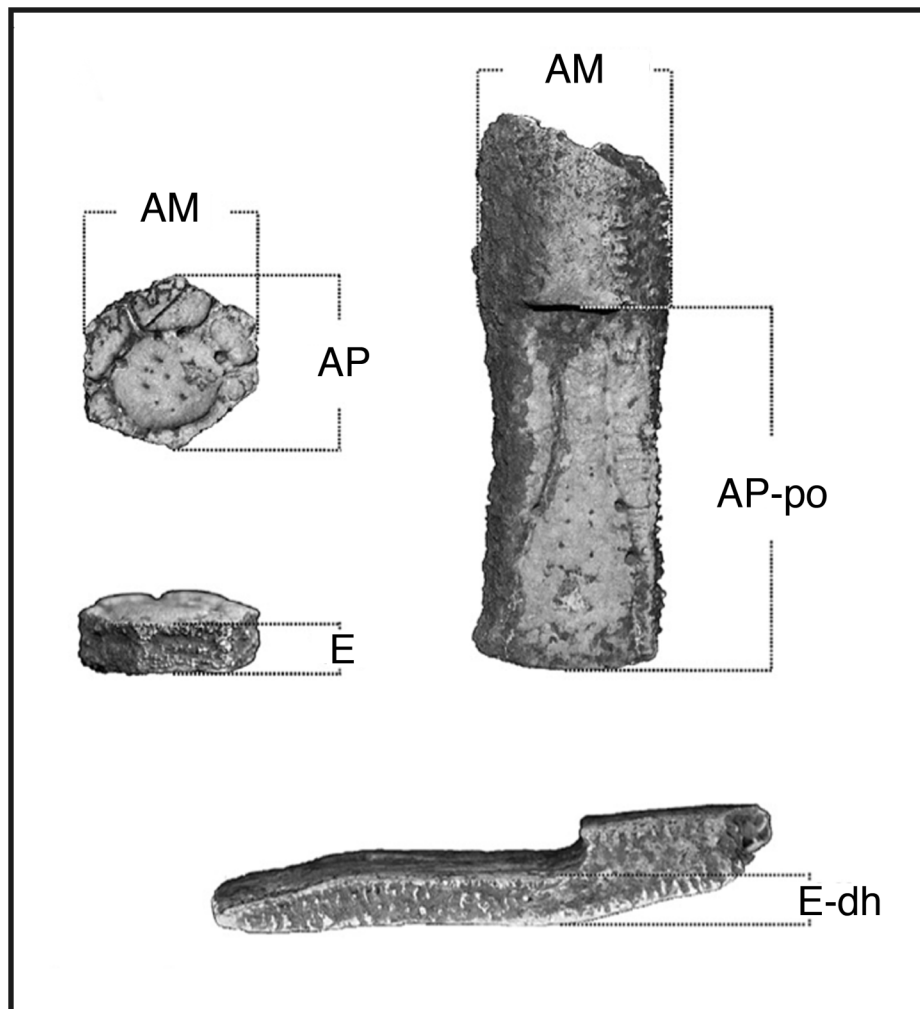
**Figura 2.3.** Esquemas cronoestratigráficos para el Neógeno y Cuaternario de América del Sur y América del Norte correlacionados con la Escala Cronoestratigráfica Internacional.



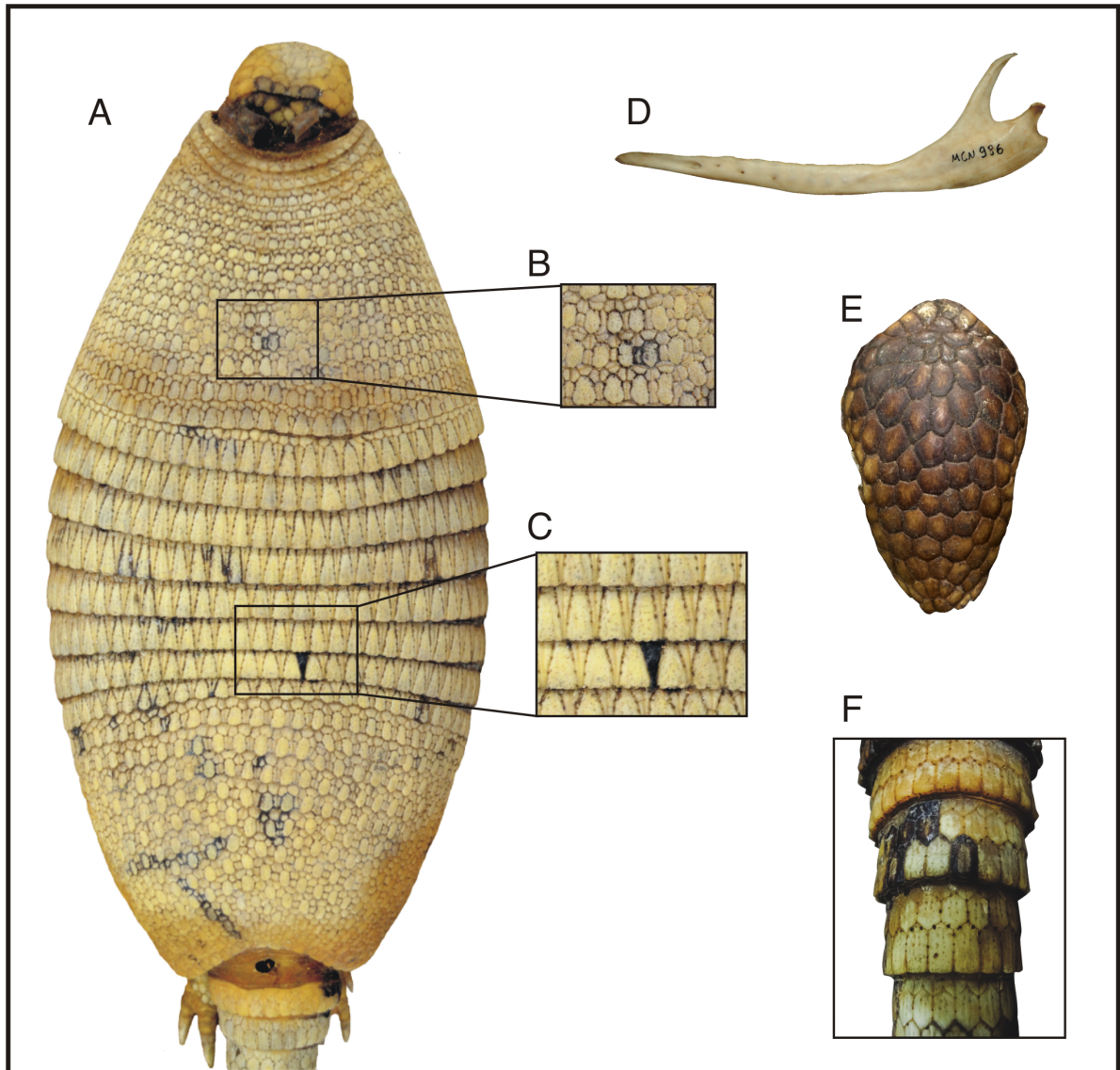
**Figura 2.4.** Medidas craneanas consideradas, indicadas en *Cryptophractus pilosus*. **AC**, ancho bicigomático; **LMC**, longitud máxima del cráneo; **LR**, longitud rostral.



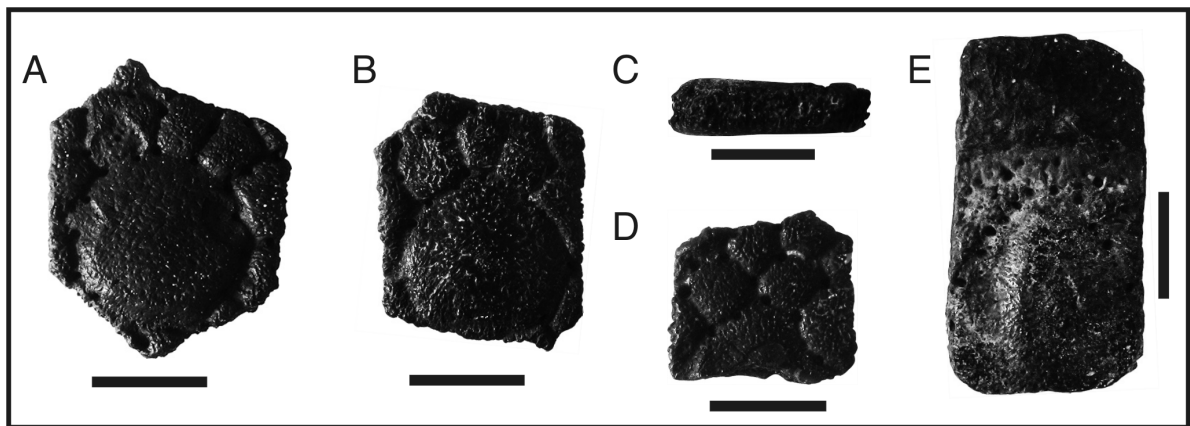
**Figura 2.5.** Medidas corporales consideradas, indicadas en *Dasypus septemcinctus*. **BM**, número de bandas totalmente móviles; **LC**, longitud de la cola; **LCC**, longitud cabeza-cuerpo; **NB4**, número de osteodermos en la cuarta banda móvil.



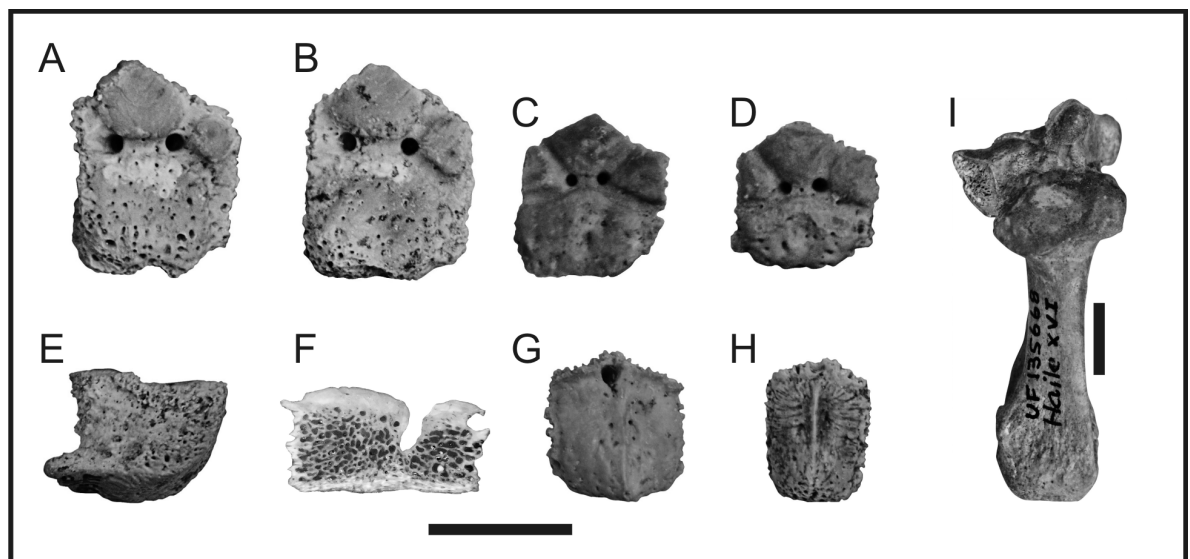
**Figura 2.6.** Medidas tomadas para los osteodermos, indicadas en *Propaopus sulcatus*. **AM**, ancho máximo; **AP**, longitud antero-posterior sobre la línea media; **AP-po**, longitud de la porción ornamentada (móviles); **E**, espesor máximo del cuarto posterior sobre la línea media (fijos); **E-dh**, espesor en la depresión horizontal (móviles).



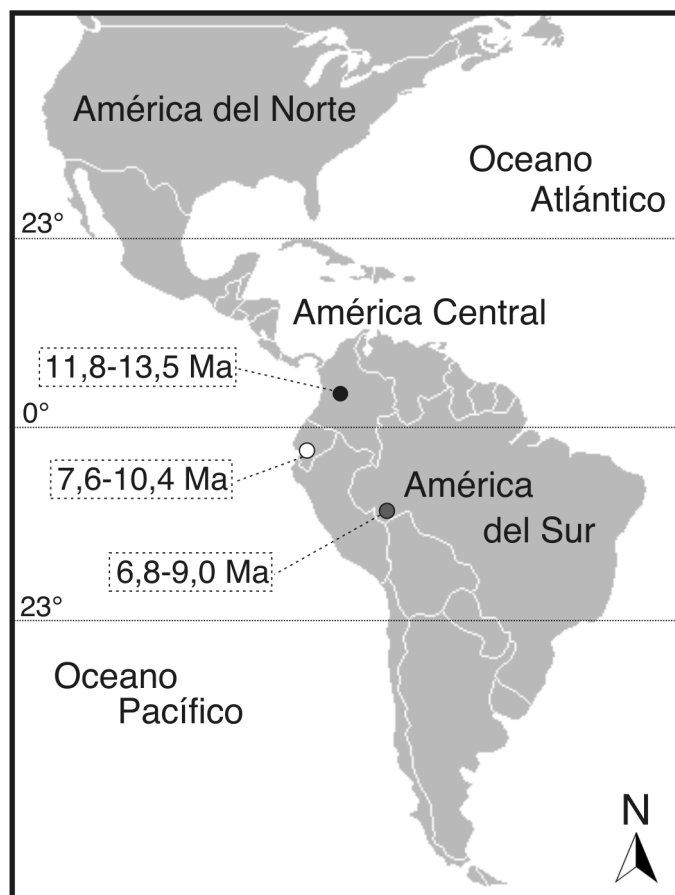
**Figura 3.1.** Características diagnósticas de los Dasypodini. **A**, coraza con escudo escapular bien definido, seis a once bandas móviles, bandas nucales ausentes o poco desarrolladas y escotadura caudal epicicloidal; **B**, detalle del escudo escapular mostrando la morfología de los osteodermos fijos y las figuras compuestas; **C**, detalle de los osteodermos móviles, con figuras compuestas cubiertas por escamas córneas subtriangulares; **D**, mandíbula con apófisis coronoides muy elevada en relación al cóndilo; **E**, escudete cefálico en óvalo alargado, constituido por placas lisas y con un surco posterior; **F**, doble hilera de osteodermos componiendo los anillos caudales.



**Figura 3.2.** Osteoderms fijos (A–C) y móviles (D–E) de *Eocoleophorus glyptodontoides*. A, VT 1955; B, VT 1395; C, VT 1442; D, MNRJ 4611; E, MNRJ 4593. Escalas = 10 mm.



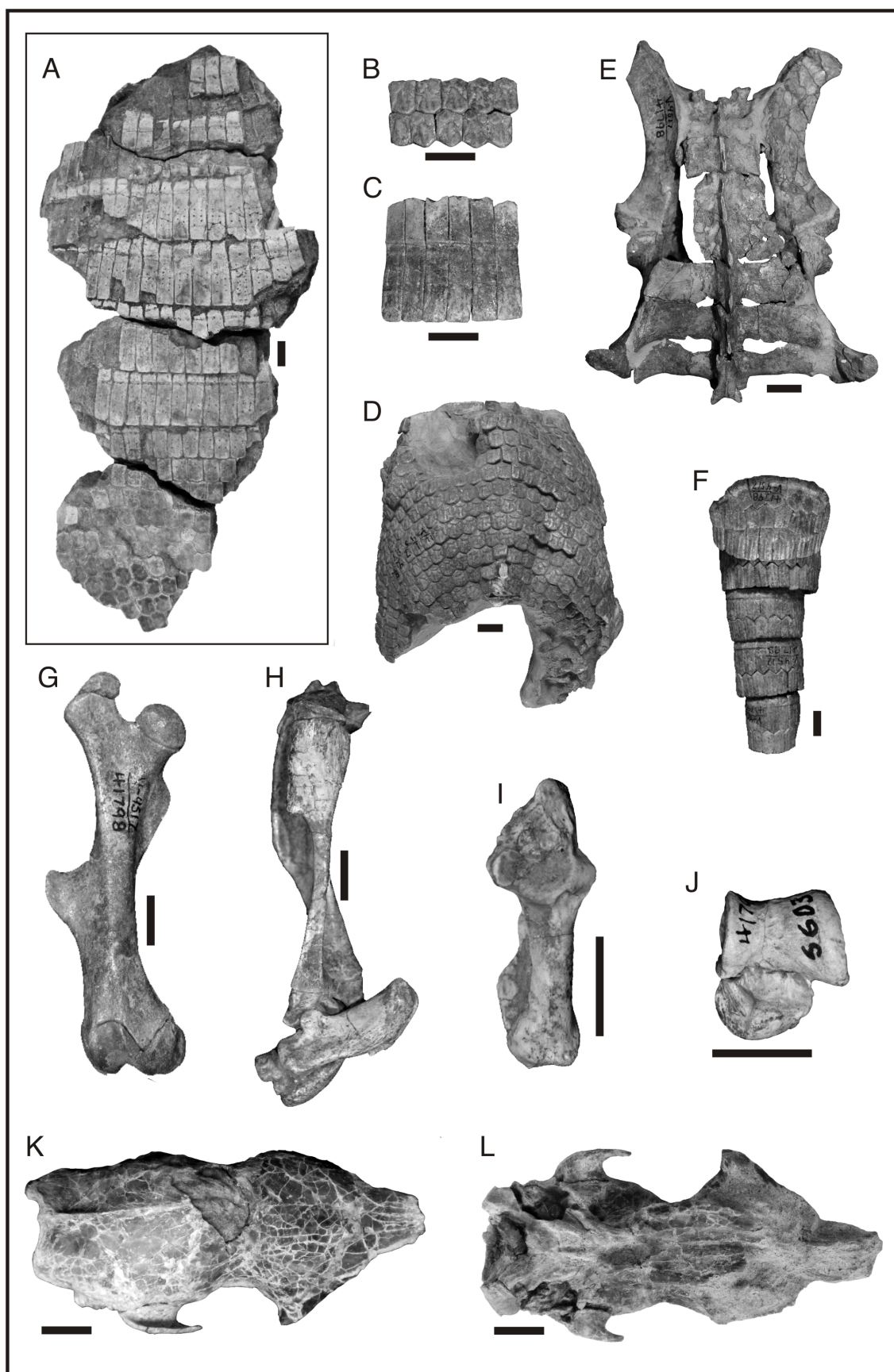
**Figura 3.3.** Osteoderms y calcáneo de *Pachyarmatherium leiseyi*. Osteoderms fijos en vista externa (A–D) y lateral (E); corte longitudinal de osteodermo fijo en preparado paleohistológico (F); osteoderms caudales (G–H) y calcáneo en vista proximal (I). Escalas = 10 mm.



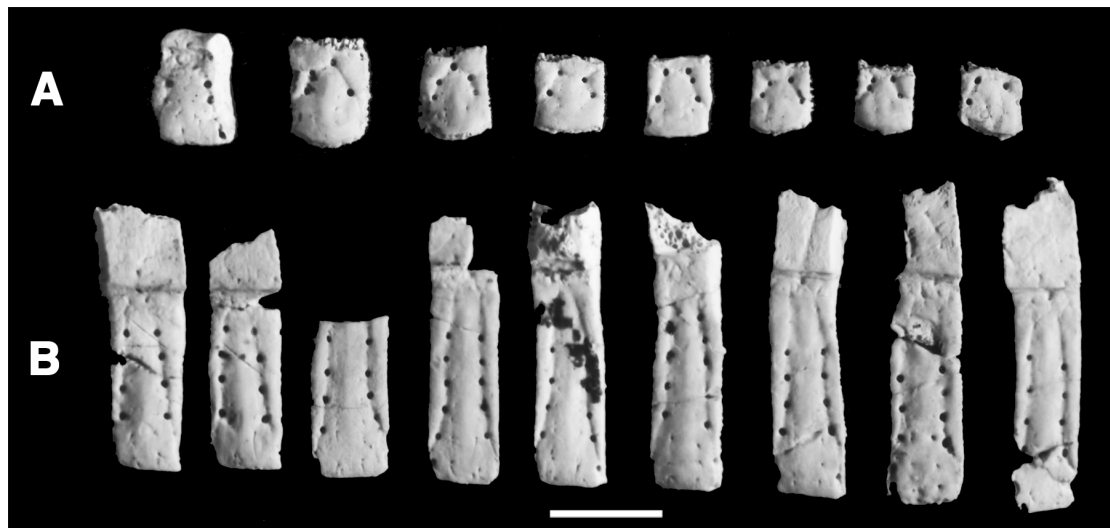
**Figura 3.4.** Mapa de la distribución geográfica de *Anadasypus* y respectivas edades estimadas de los depósitos, en millones de años. ●, *Anadasypus hondanus*; ○, *Anadasypus aequatorianus*; ●, *Anadasypus* sp. nov.?.

**Figura 3.5.** *Anadasypus hondanus*. **A**, coraza parcial (IGM 183499, holotipo); **B–H**, osteodermos fijos, osteodermos móviles, escudo pélvico parcial, sinsacro, anillos caudales, fémur, y tibia-fíbula asociada a huesos autopodiales, respectivamente (UCPM 41798); **I–J**, astrágalo y calcáneo, respectivamente (UCMP 41799); **K–L**, cráneo en vista dorsal y ventral, respectivamente (IGM 183862). Escalas = 10 mm.

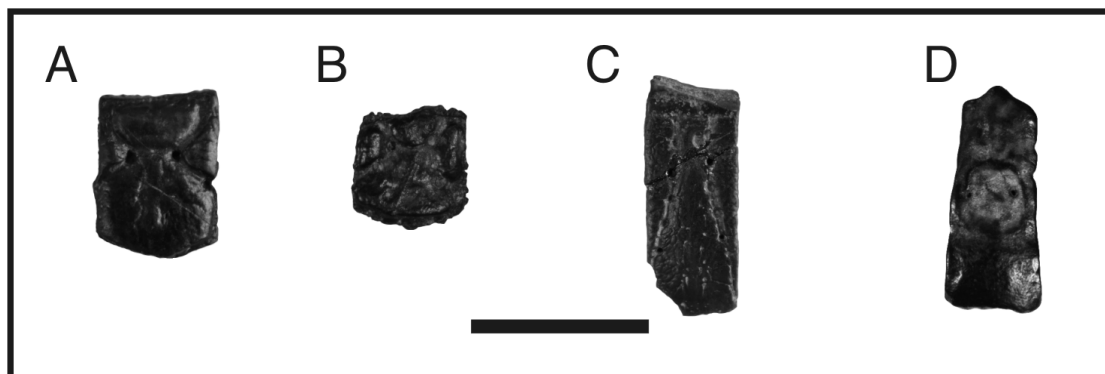




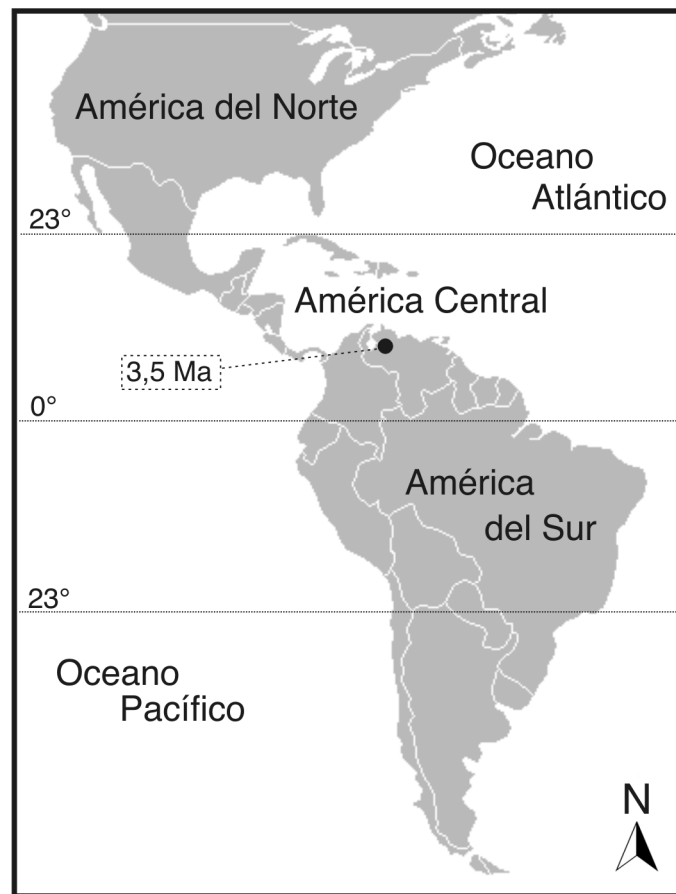




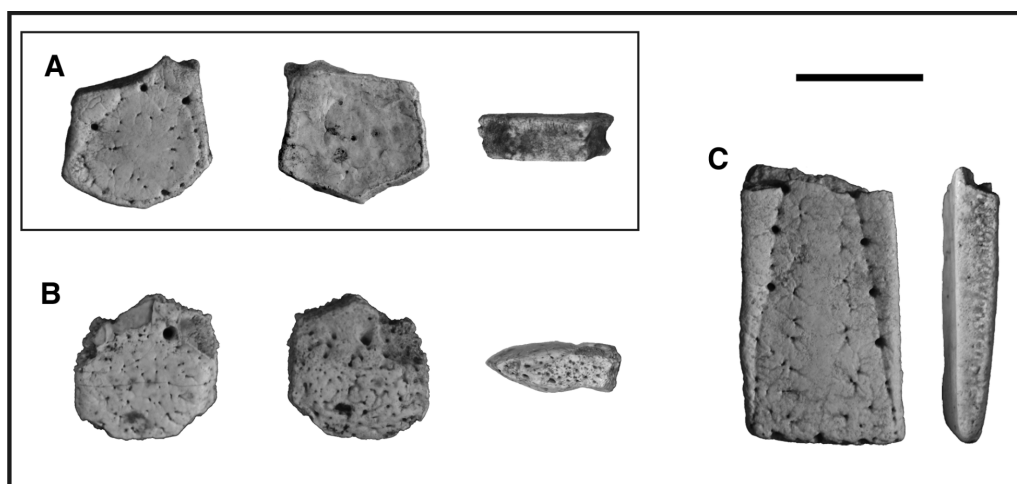
**Figura 3.6.** *Anadasypus aequatorianus*. Osteodermo semimóvil nual (extrema izquierda) y fijos (A) y osteodermos móviles (B). Escalas = 10 mm.



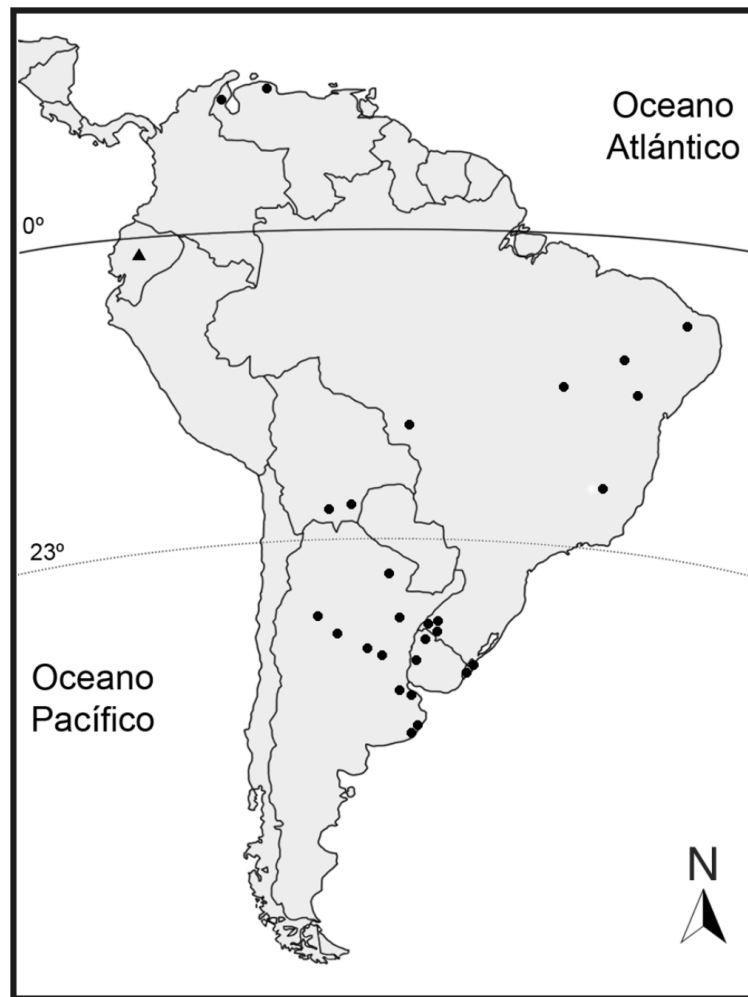
**Figura 3.7.** *Anadasypus* sp. nov.?. A–B, osteodermos fijos; C, osteodermo móvil parcial (LPP/UFAC 5384); D, osteodermo caudal, atribuido con dudas (AMNH 55757). Escala = 10 mm.



**Figura 3.8.** Mapa de la distribución geográfica de *Pliodasypus vergelianus* y respectiva edad estimada de los depósitos, en millones de años.



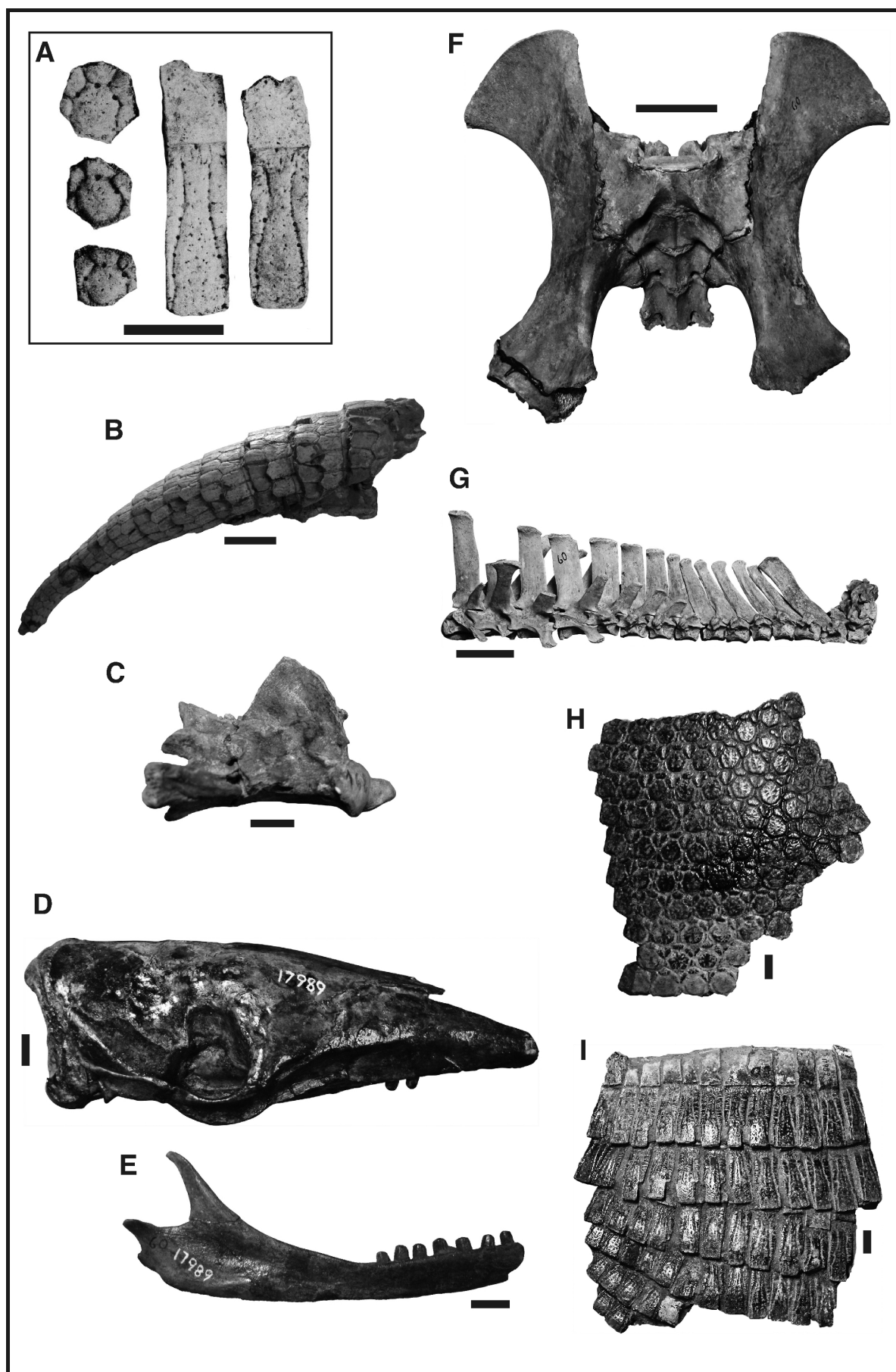
**Figura 3.9.** *Pliodasypus vergelianus*. **A**, osteodermo fijo, holotipo (AMU-CURS 192A); **B**, osteodermo del borde posterior del escudo pélvico (AMU-CURS 192B); **C**, osteodermo móvil parcial (AMU-CURS 192C). Escala = 10 mm.

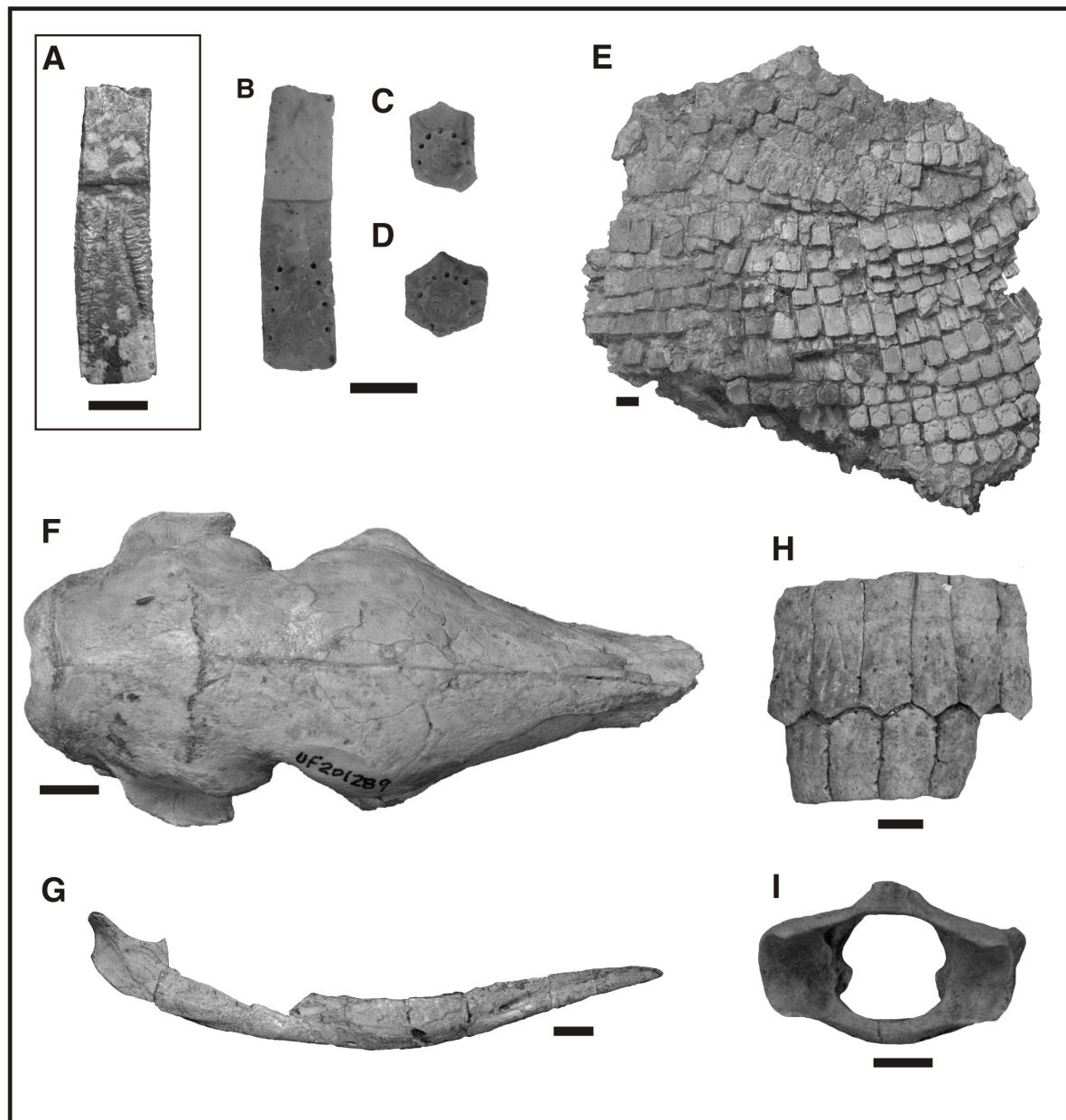


**Figura 3.10.** Mapa de la distribución geográfica de *Propraopus* en el Pleistoceno de América del Sur. ●, *Propraopus sulcatus*; ▲, *Propraopus magnus*.

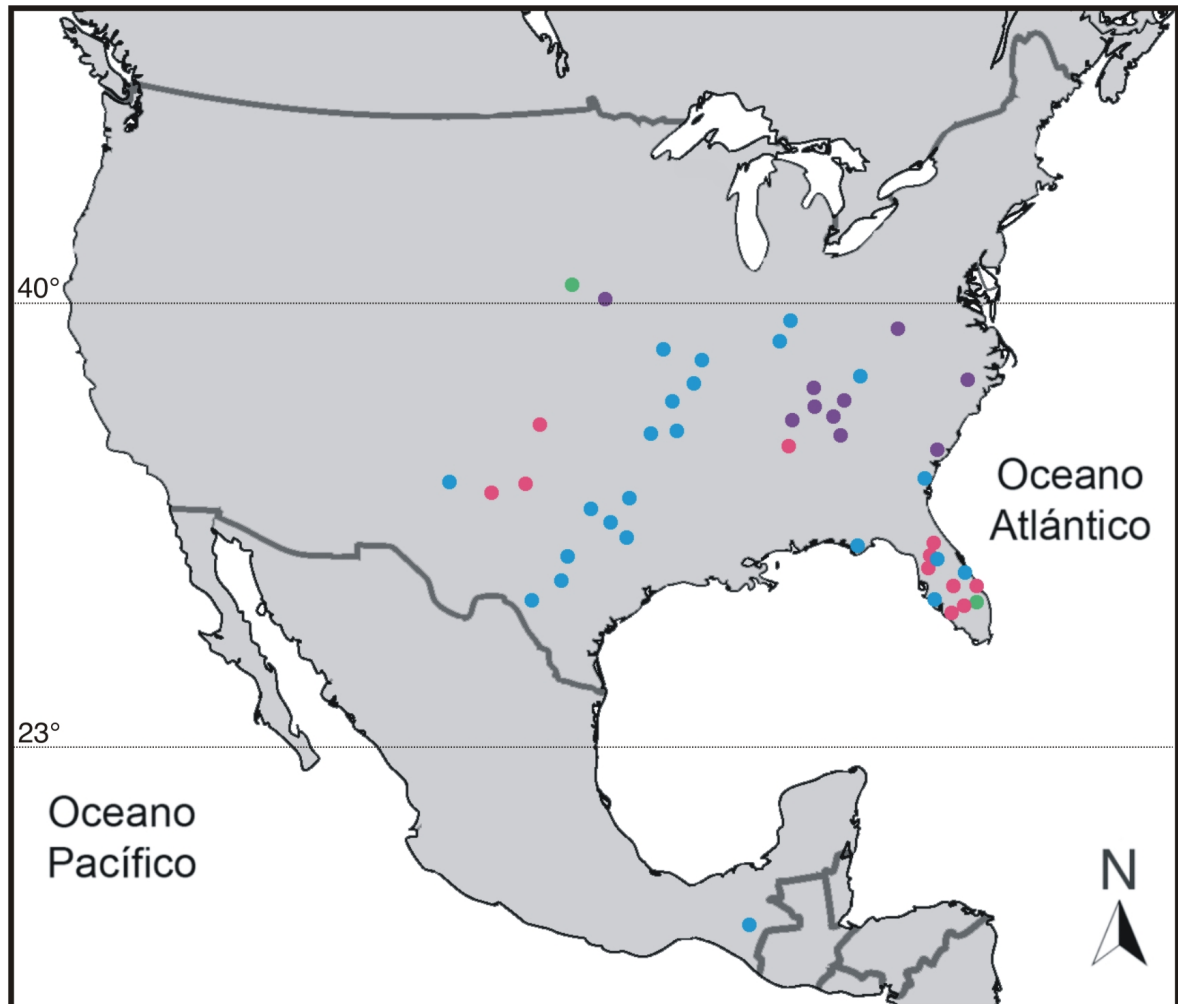
**Figura 3.11.** *Propraopus sulcatus*. **A**, osteodermos fijos y móviles del sintipo (modificado de Winge 1915); **B**, estuche caudal (MLP 69-IX-9-9); **C**, hueso mesocervical (C2–C4); **D**, cráneo parcial; **E**, rama mandibular derecha parcial; **F**, sinsacro parcial; **G**, vértebras C5–C7, T1–T10 y L1–L4; **H**, fragmento de escudo fijo; **I**, bandas móviles (MACN 17989). Escalas = 10 mm, excepto F y G = 50 mm.



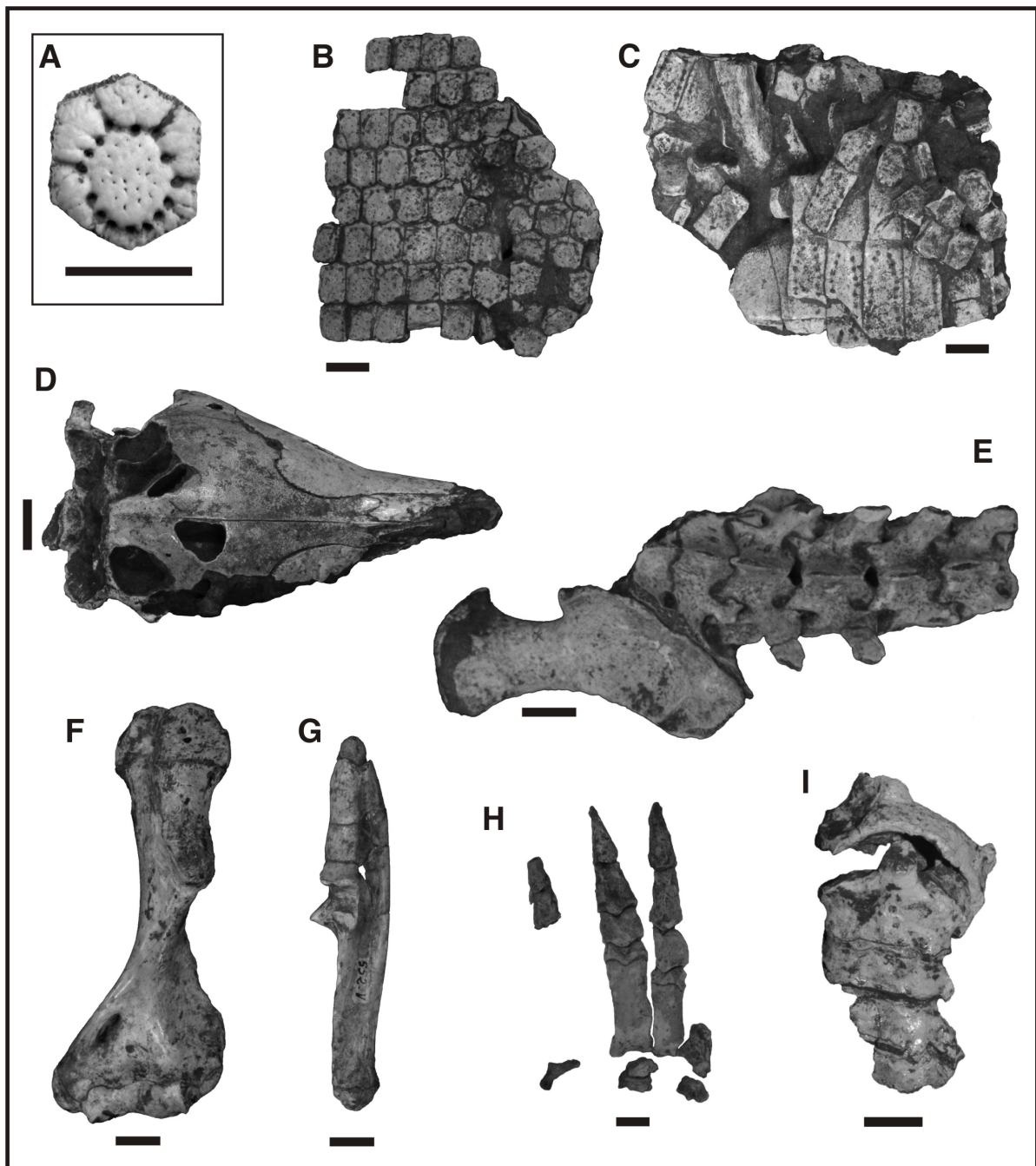




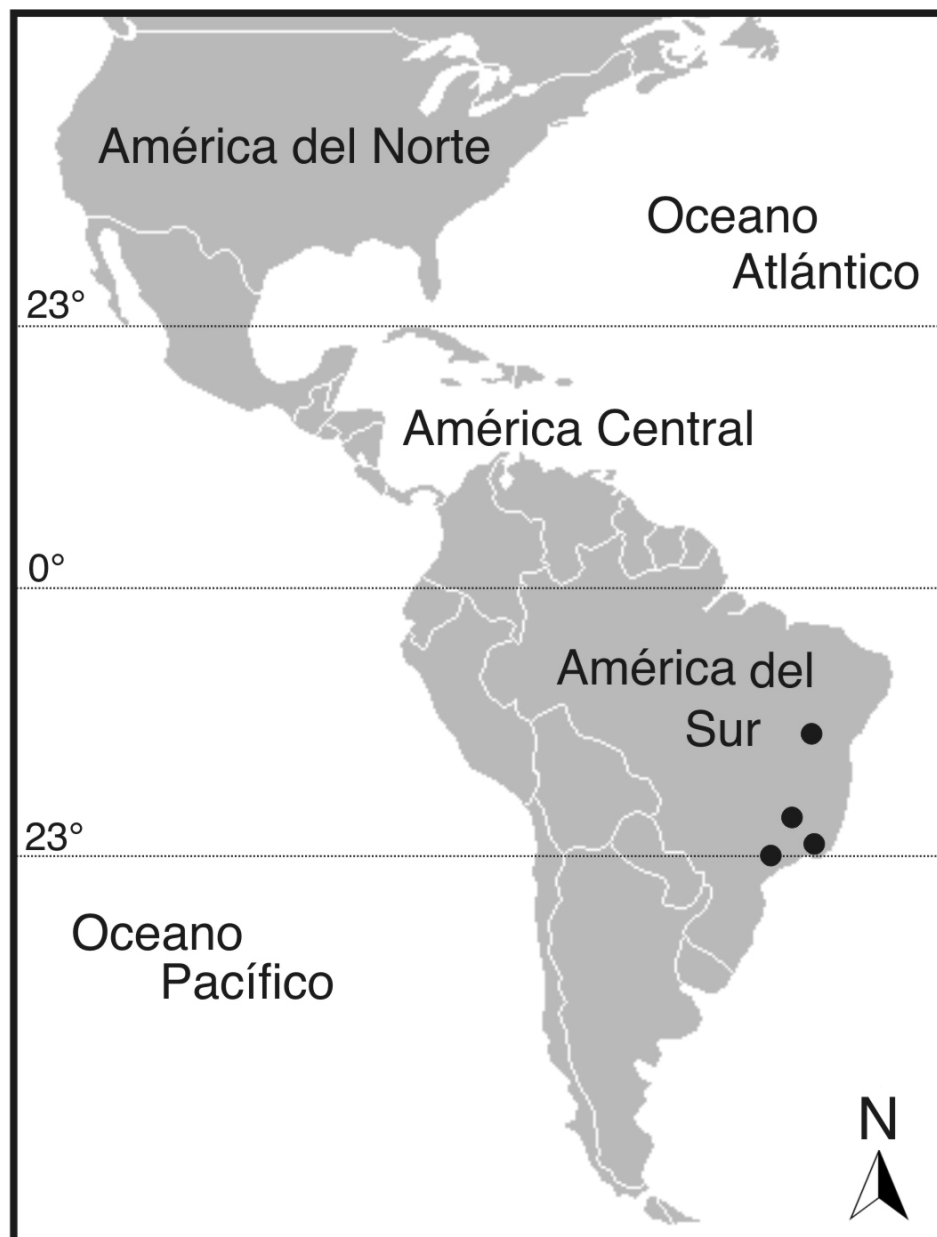
**Figura 3.12.** *Dasypus bellus*. **A**, osteodermo móvil (AMNH 23542, holotipo); **B**, osteodermo móvil; **C–D**, osteoderms fijos (FLMNH 224700); **E**, fragmento de coraza dorsal (FLMNH 61906); **F**, cráneo parcial (FLMNH 201289); **G**, rama mandibular derecha parcial (AMNH Fla 70-1168); **H**, anillo caudal parcial (FLMNH 224700); **I**, atlas (FLMNH 261943). Escalas = 10 mm.



**Figura 3.13.** Mapa de la distribución geográfica de *Dasypus bellus* en América del Norte, según la edad de los depósitos. ●, Blaquense; ●, Irvingtoniense; ●, Rancholabrense; ●, Pleistoceno.

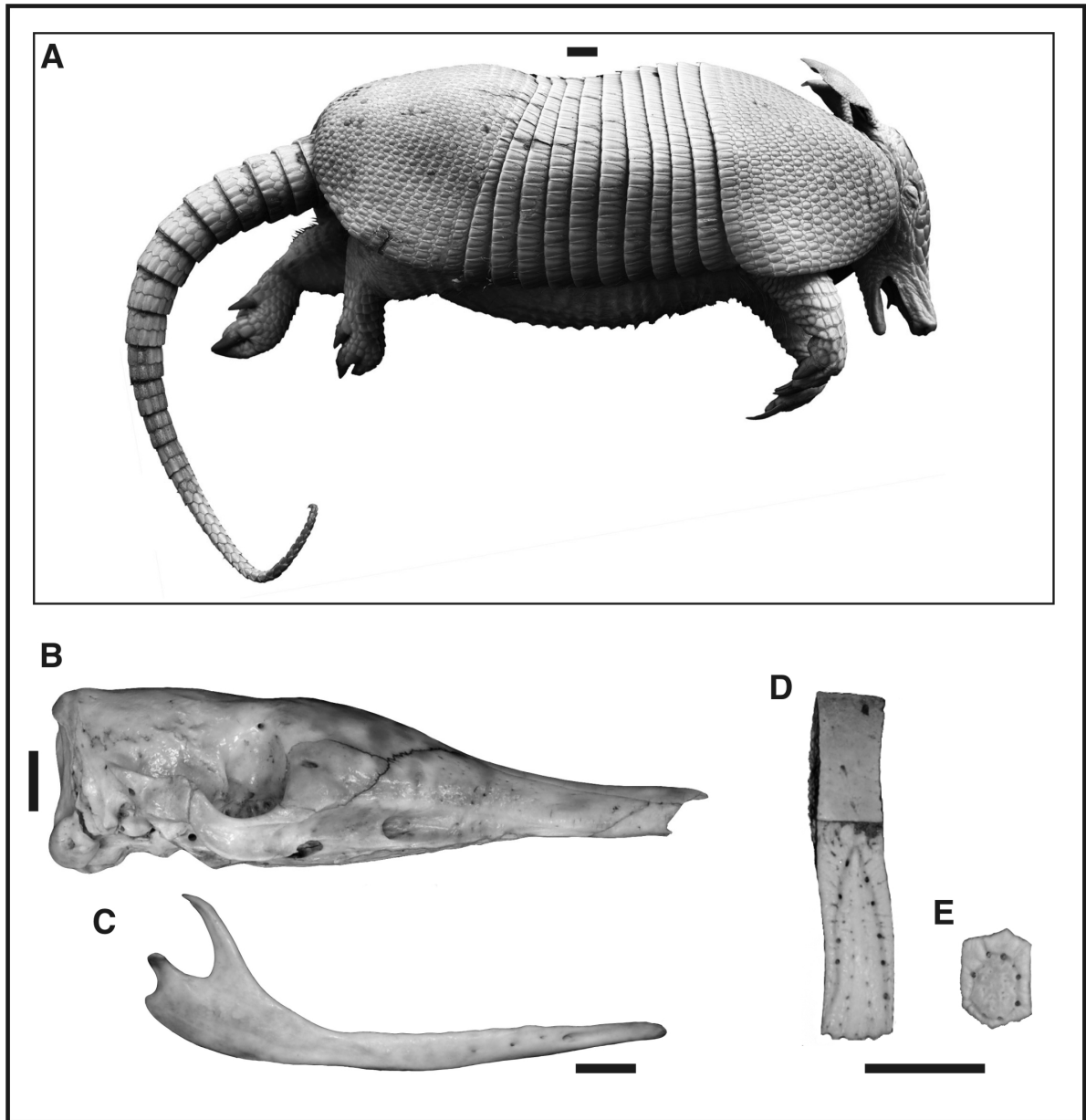


**Figura 3.14.** *Dasypus punctatus*. **A**, osteodermo fijo (ZMK 1/1845:13767, lectolotipo); **B**, parte del escudo escapular; **C**, bandas móviles; **D**, cráneo parcial; **E**, sinsacro y vértebras lumbares; **F**, húmero; **G**, ulna; **H**, elementos del autopodio anterior; **I**, vértebras cervicales (MN 552-V). Escalas = 10 mm.



**Figura 3.15.** Distribución geográfica de *Dasypus punctatus*, en el Pleistoceno tardío.

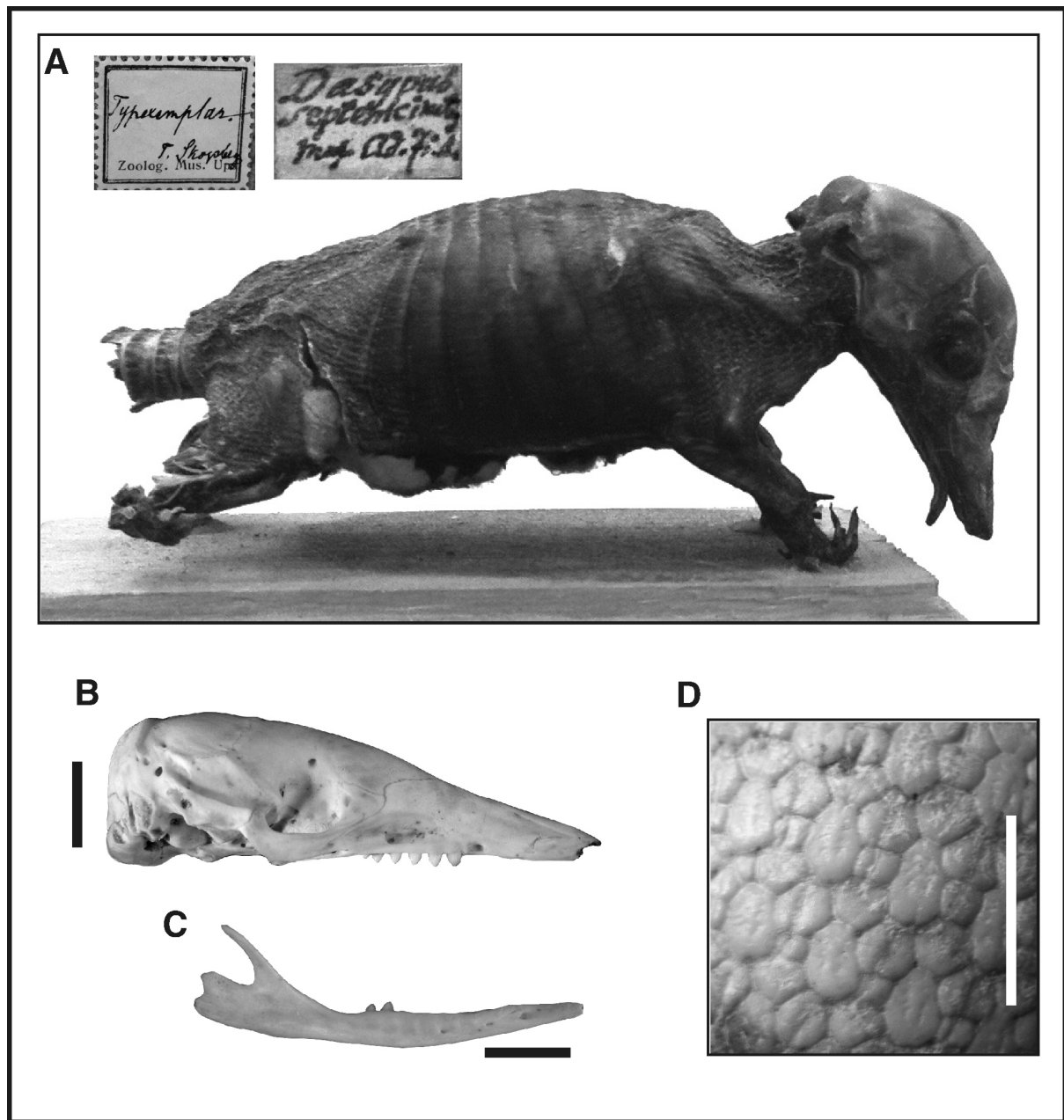




**Figura 3.16.** *Dasyurus novemcinctus*. **A**, NMR 532077 (tipo); **B**, cráneo (MCN 2788); **C**, rama mandibular derecha (MCN 986); **D–E**, osteodermo móvil y fijo, respectivamente (MCN 2836). Escalas = 10 mm.



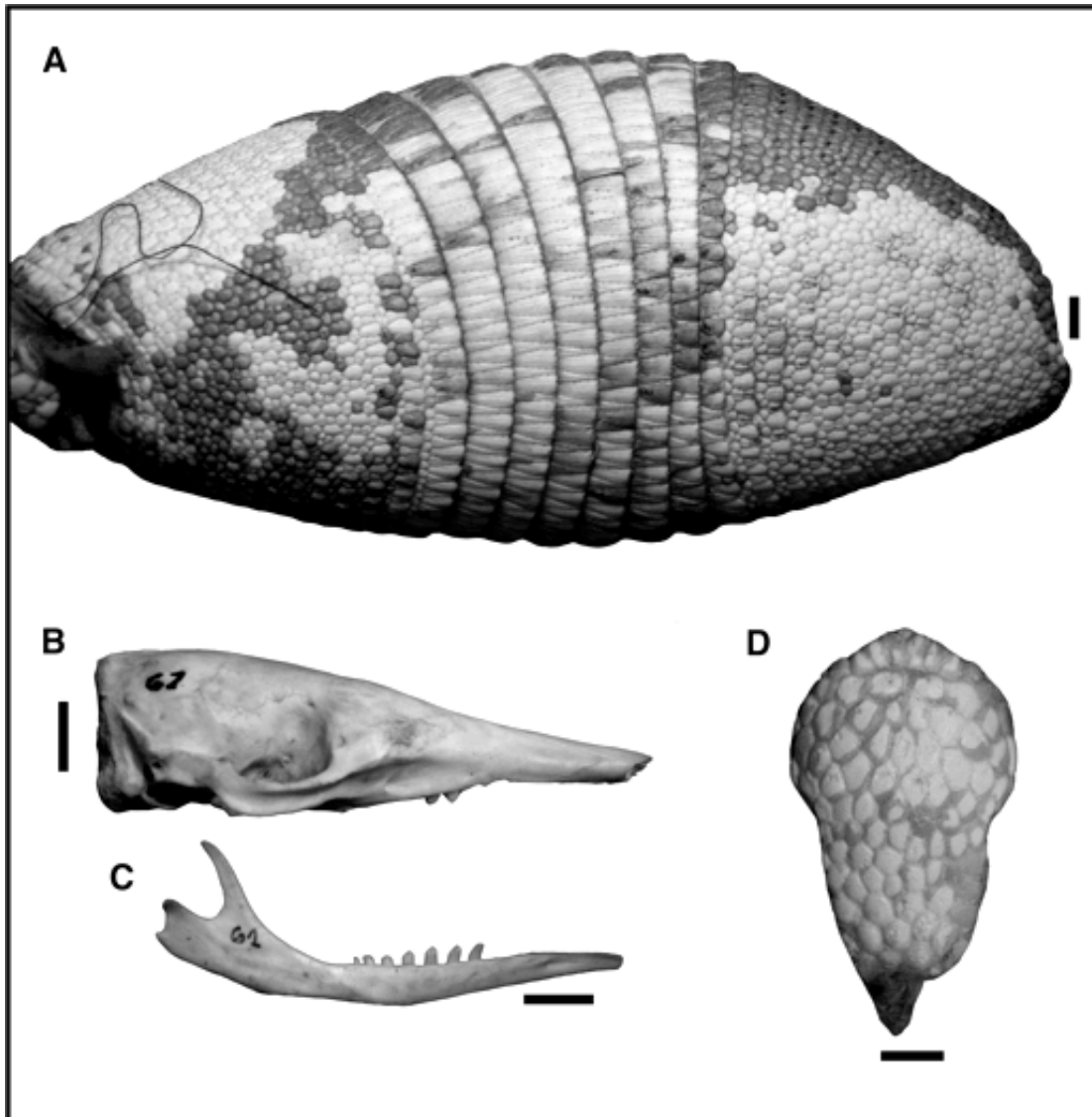
**Figura 3.17.** Distribución geográfica de *Dasypus novemcinctus*.



**Figura 3.18.** *Dasypus septemcinctus*. A, piel montada de un juvenil y fichas de identificación (UPSZTY 24; tipo); B–C, cráneo y rama mandibular derecha, respectivamente (MZUSP 19984); D, detalle de los osteodermos fijos (MNRJ 59336). Escalas = 10 mm.



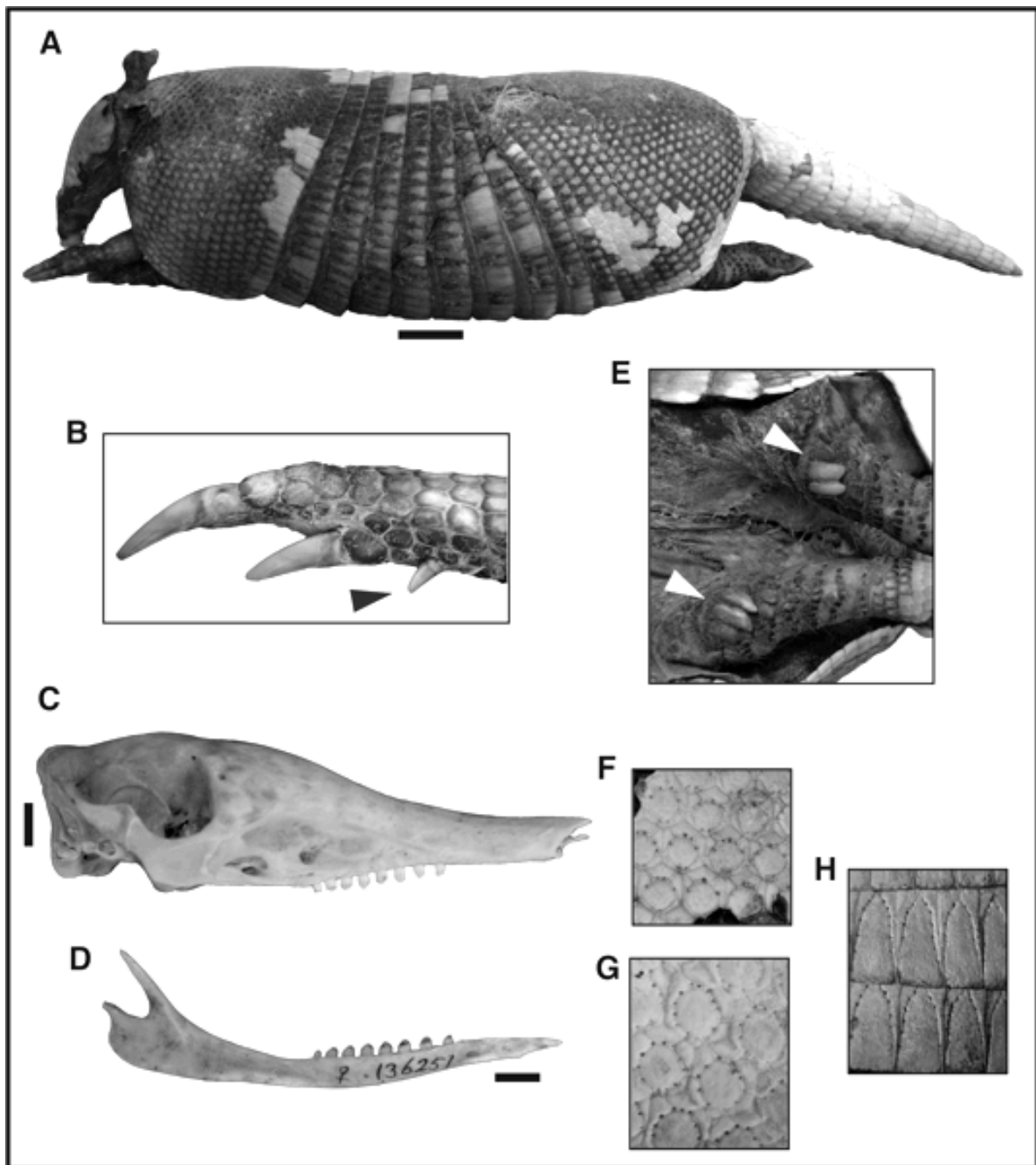
**Figura 3.19.** Distribución geográfica de *Dasyus septemcinctus*.



**Figura 3.20.** *Dasypus hybridus*. **A**, coraza dorsal (MLP 3-X-96-1); **B**, cráneo; **C**, rama mandibular derecha (MLP 1-I-03-65); **D**, casquete cefálico (AAC 7). Escalas = 10 mm.



**Figura 3.21.** Mapa de la distribución geográfica de *Dasypus hybridus*.

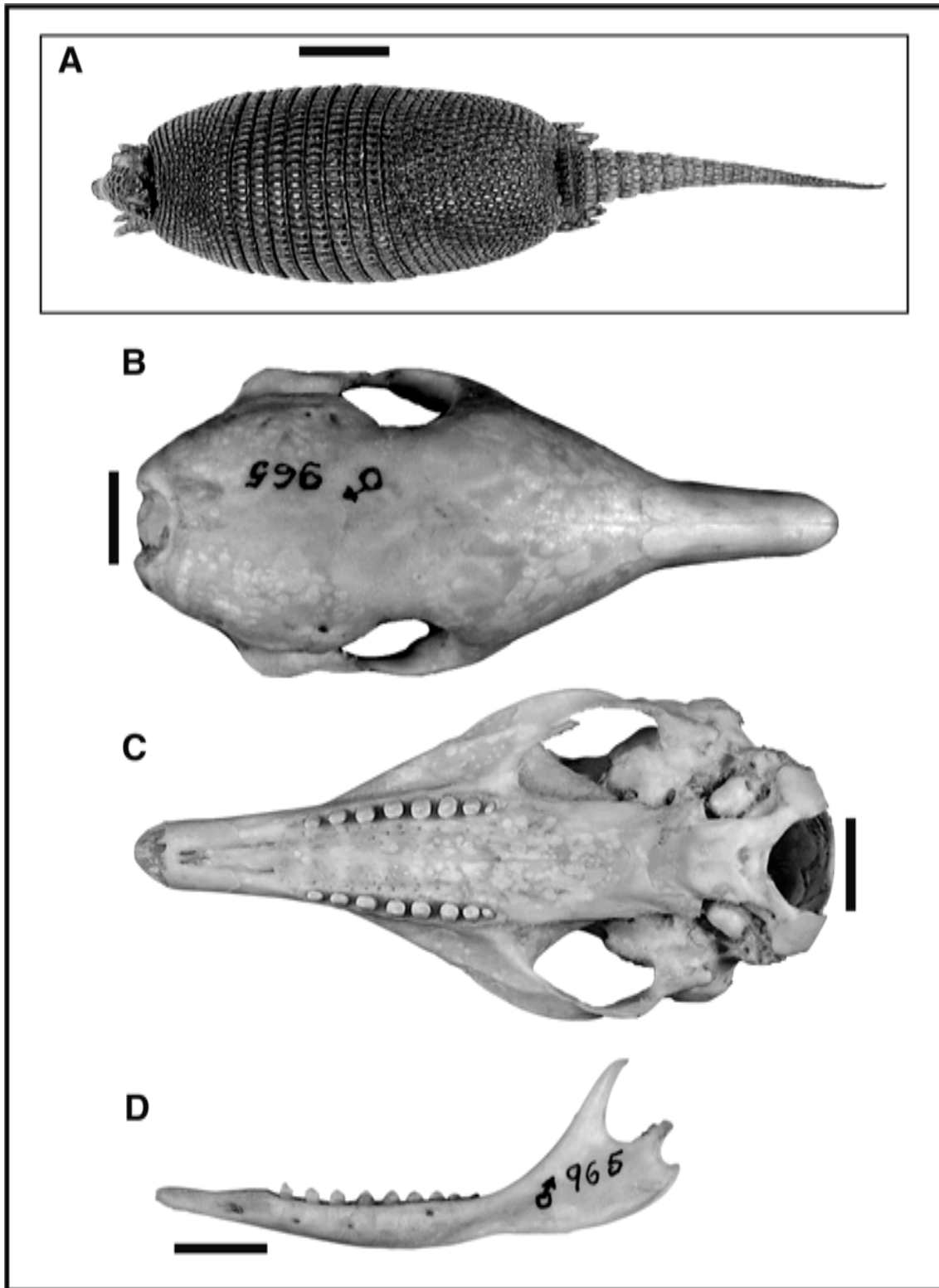


**Figura 3.22.** *Dasypus kappleri*. **A**, piel (AMNH 64119); **B**, detalle del quinto dígito (AMNH 76933); **C**, cráneo (AMNH 267011); **D**, rama mandibular derecha (AMNH 136251); **E**, detalle de las escamas en forma de espina en las patas traseras (AMNH 64119); **F–H**, osteodermos del escudo escapular, del escudo pélvico y móviles, respectivamente (AMNH 76933). Escalas = 10 mm, excepto para **A** = 50 mm.



**Figura 3.23.** Mapa de la distribución geográfica de *Dasypus kappleri*.

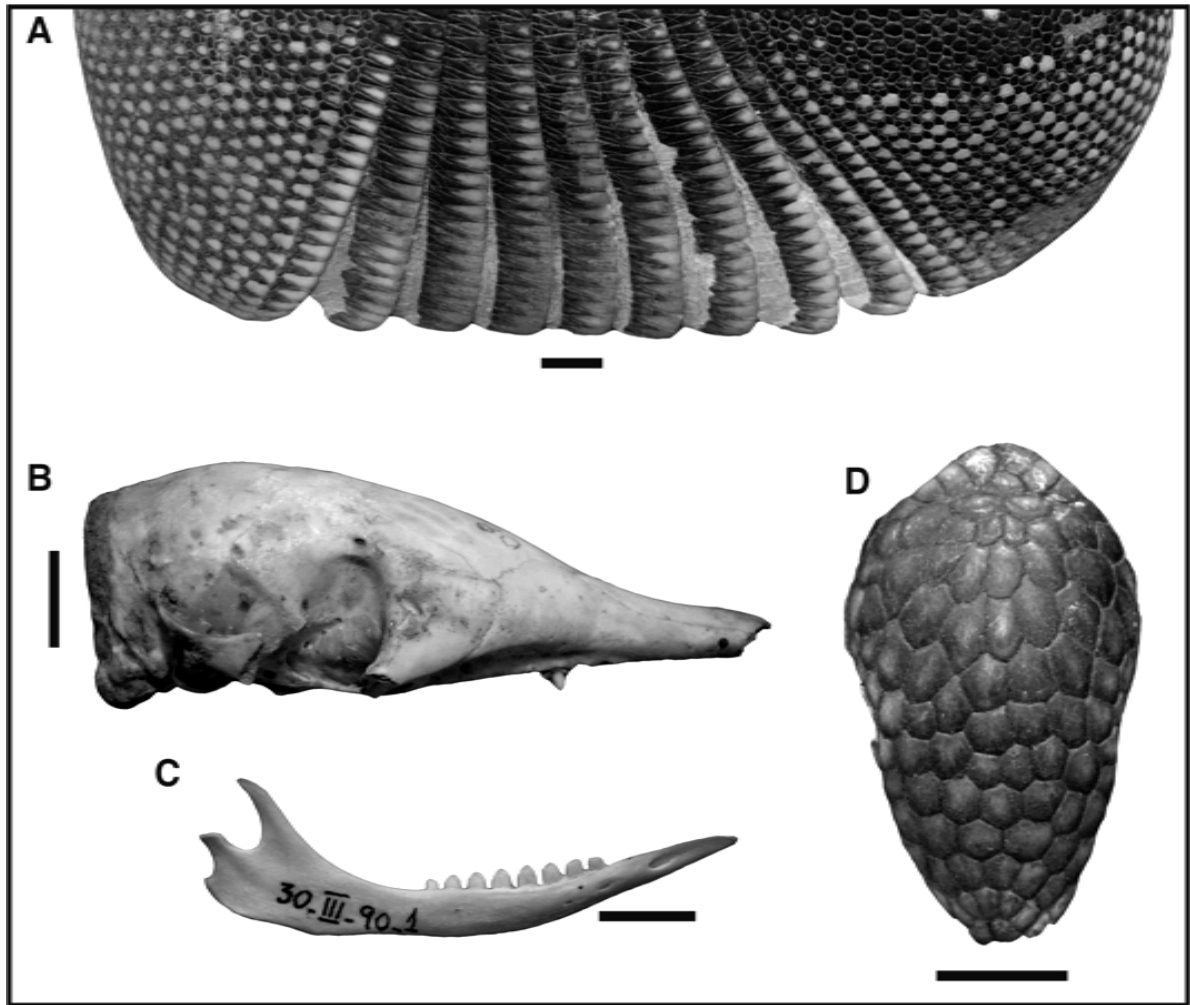




**Figura 3.24.** *Dasypus sabanicola*. A, piel; B–C, cráneo; D, rama mandibular izquierda (MEBRG 965, holotipo). Escalas = 10 mm, excepto para A = 50 mm.



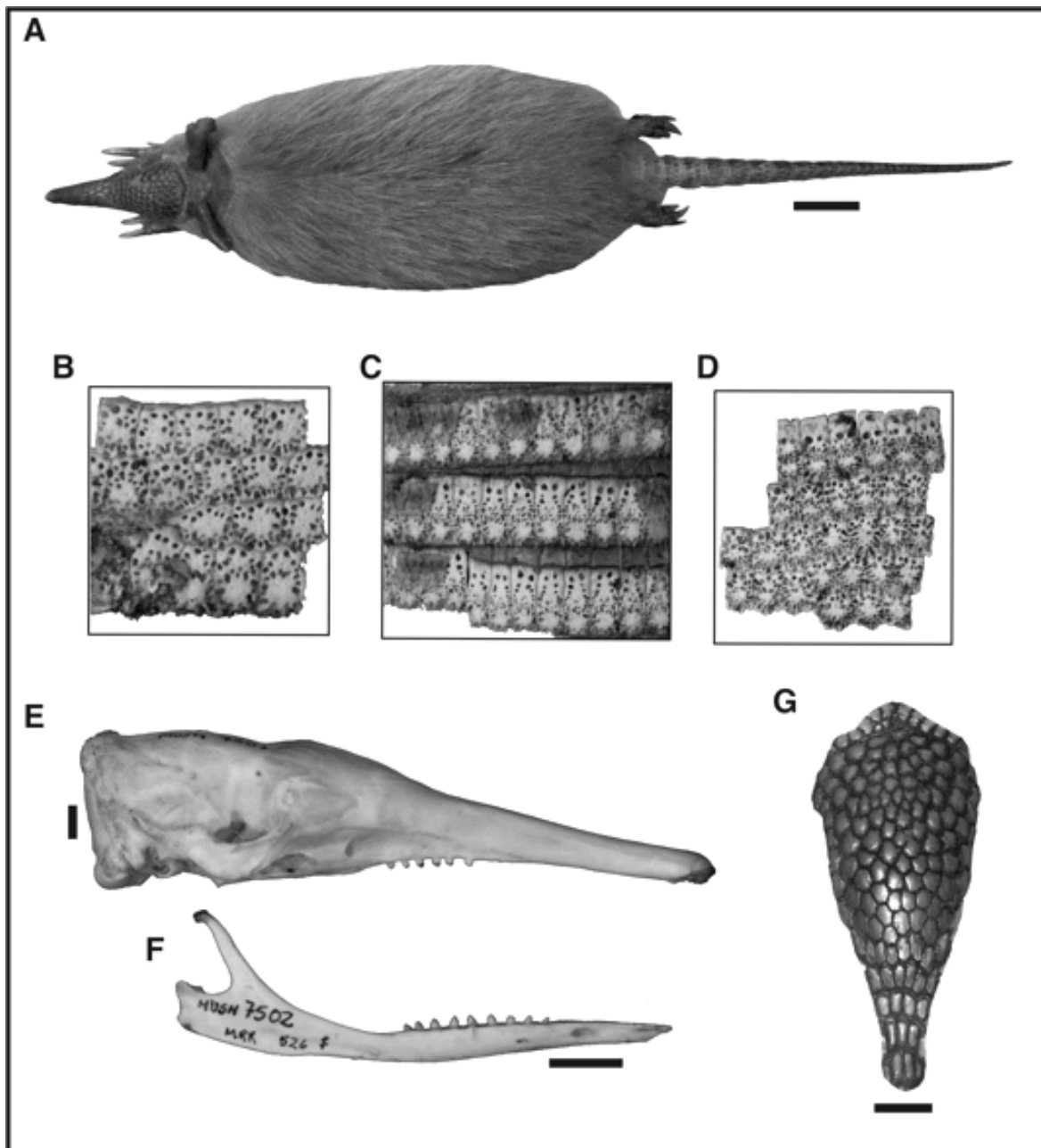
**Figura 3.25.** Mapa de la distribución geográfica de *Dasypus sabanicola* (en amarillo) y *Dasypus yepesi* (en rojo).



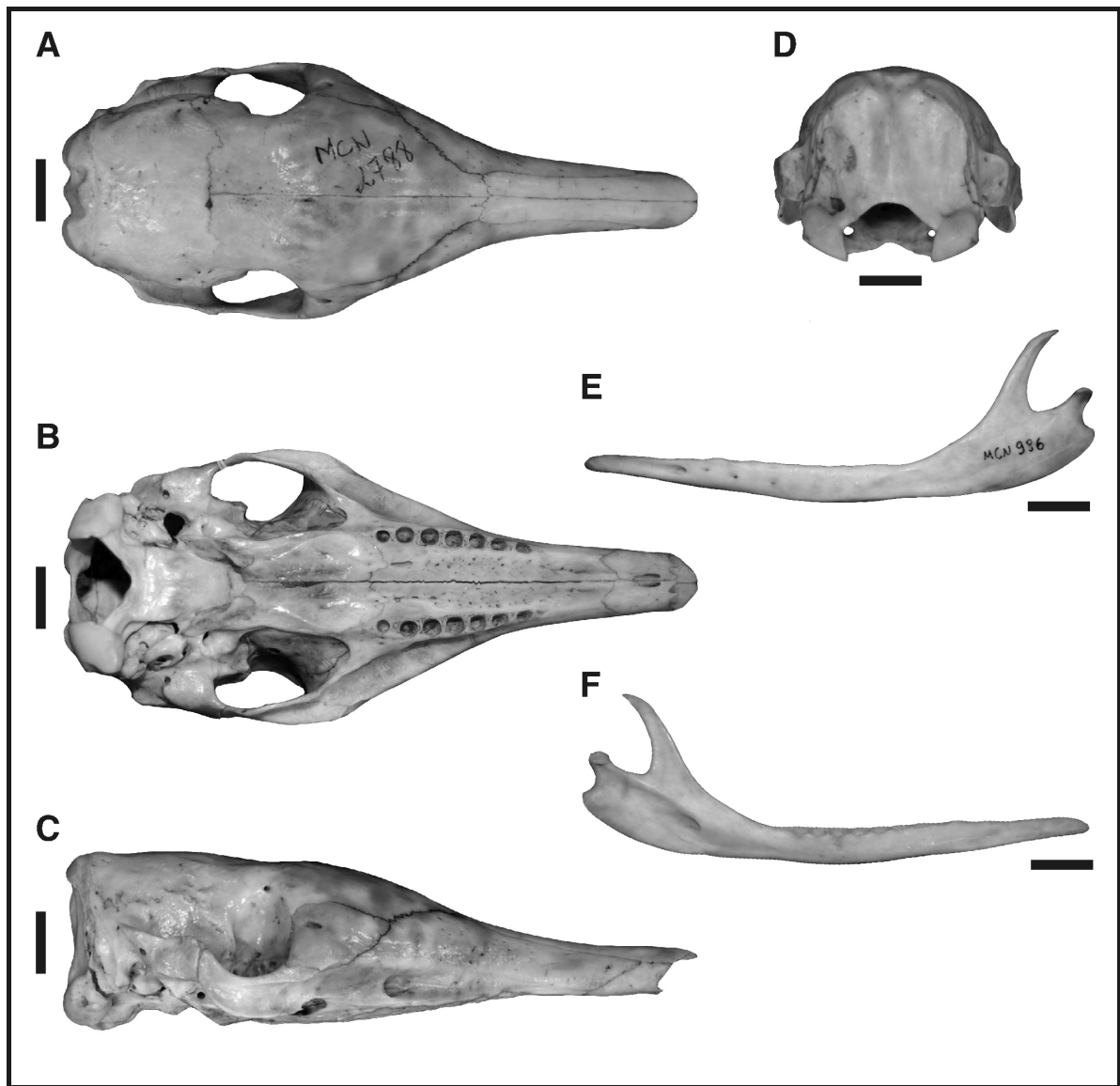
**Figura 3.26.** *Dasypus yepesi*. **A**, coraza dorsal (MLP 30-III-90-8, holotipo); **B**, cráneo (MLP 30-III-90-8, holotipo); **C**, rama mandibular derecha (MLP 30-III-90-1); **D**, casquete cefálico (MLP 30-III-90-4). Escalas = 10 mm.



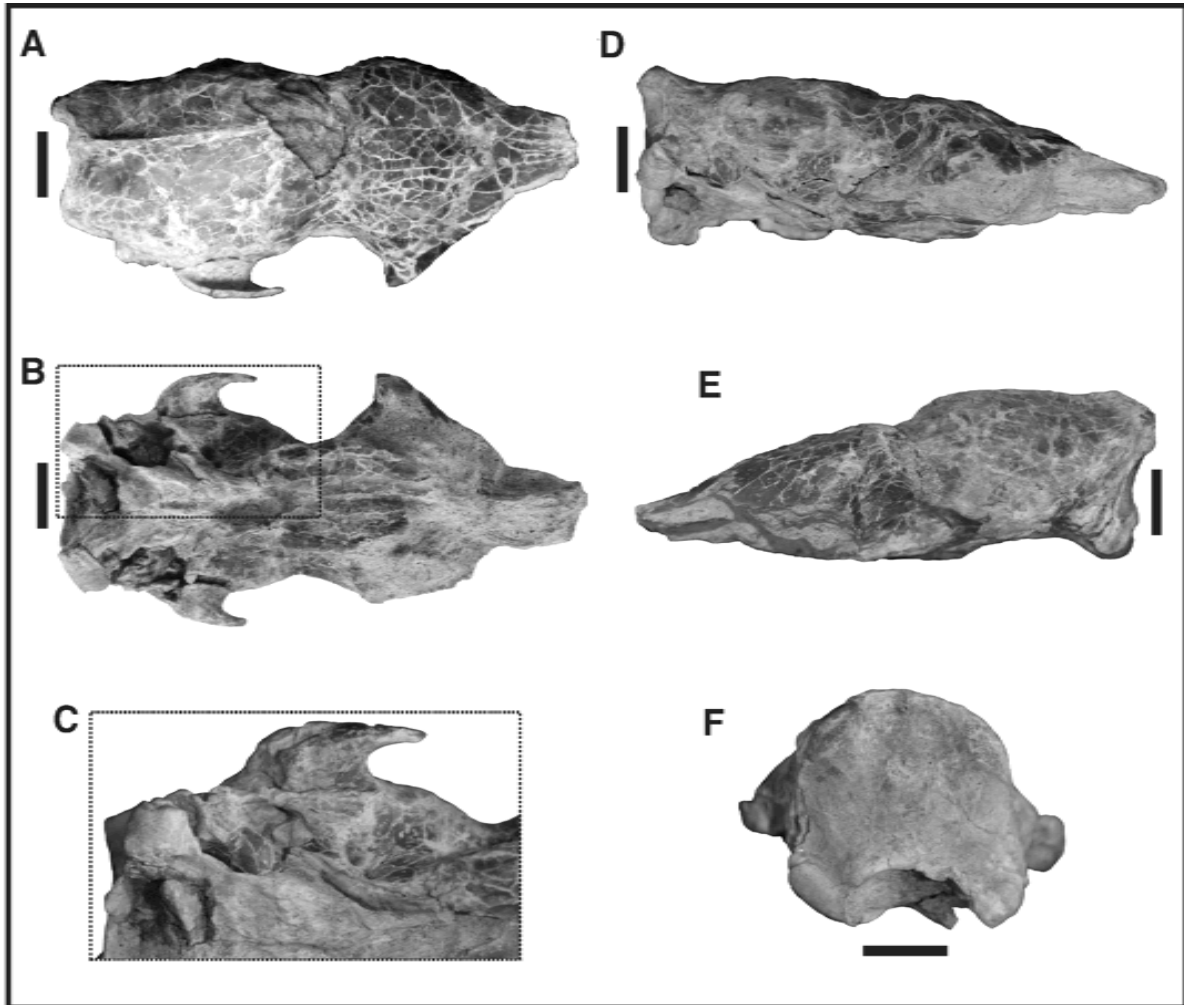
**Figura 3.27.** Mapa de la distribución geográfica de *Cryptophractus pilosus*.



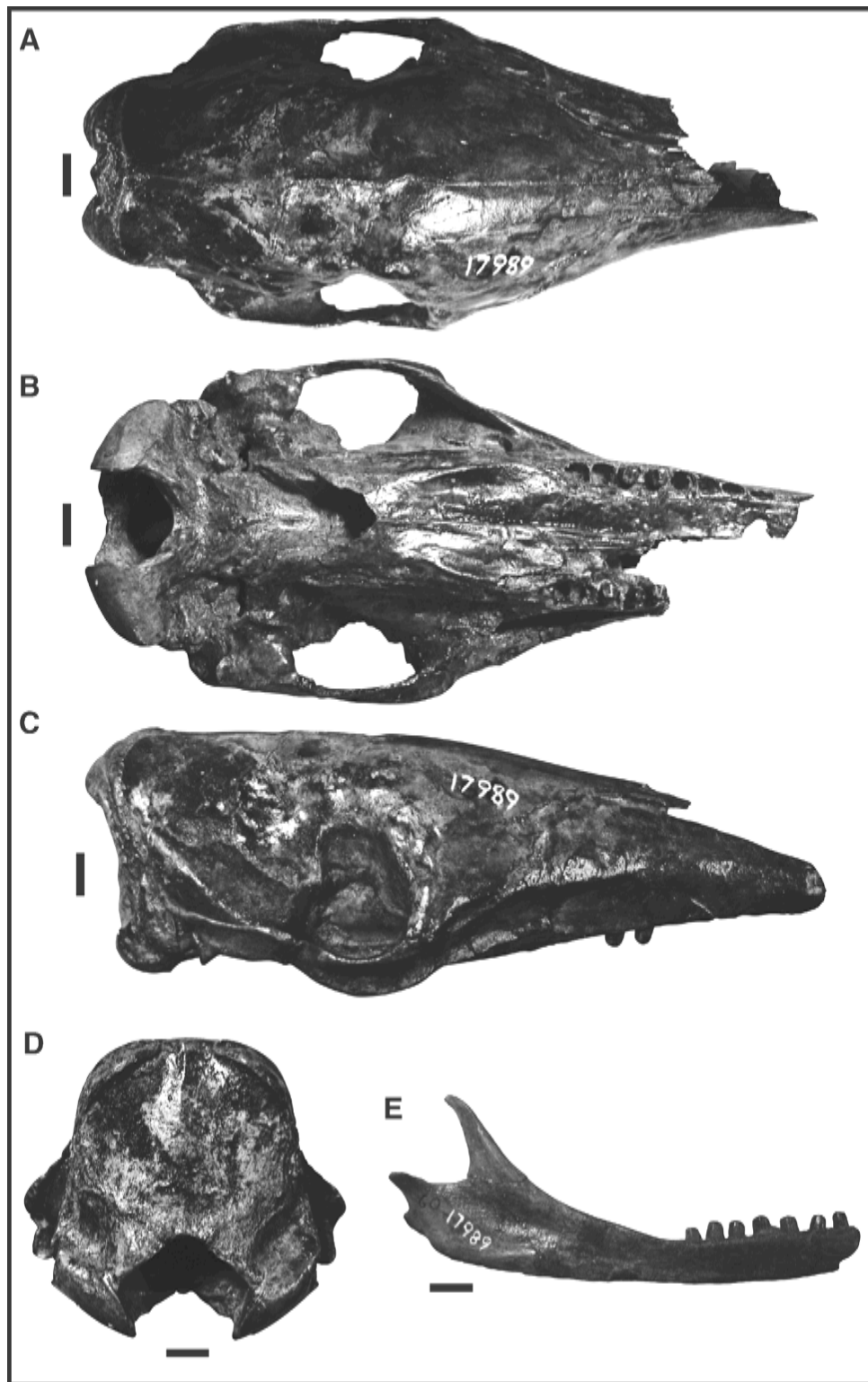
**Figura 3.28.** *Cryptophractus pilosus*. **A**, piel (MUSM 7505); **B–D**, osteodermos del escudo escapular, móviles y del escudo pélvico, respectivamente; **E**, cráneo (MUSM 7501); **F**, rama mandibular derecha (MUSM 7502); **G**, casquete cefálico (IRSNB 291536). Escalas = 10 mm.



**Figura 4.1.** Cráneo y rama mandibular izquierda de los Dasypodini. Cráneo de *D. novemcinctus* (MCN-MA 2788) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y posterior (D); rama mandibular (MCN 986) en vista lateral (E) y medial (F). Escalas = 10 mm.

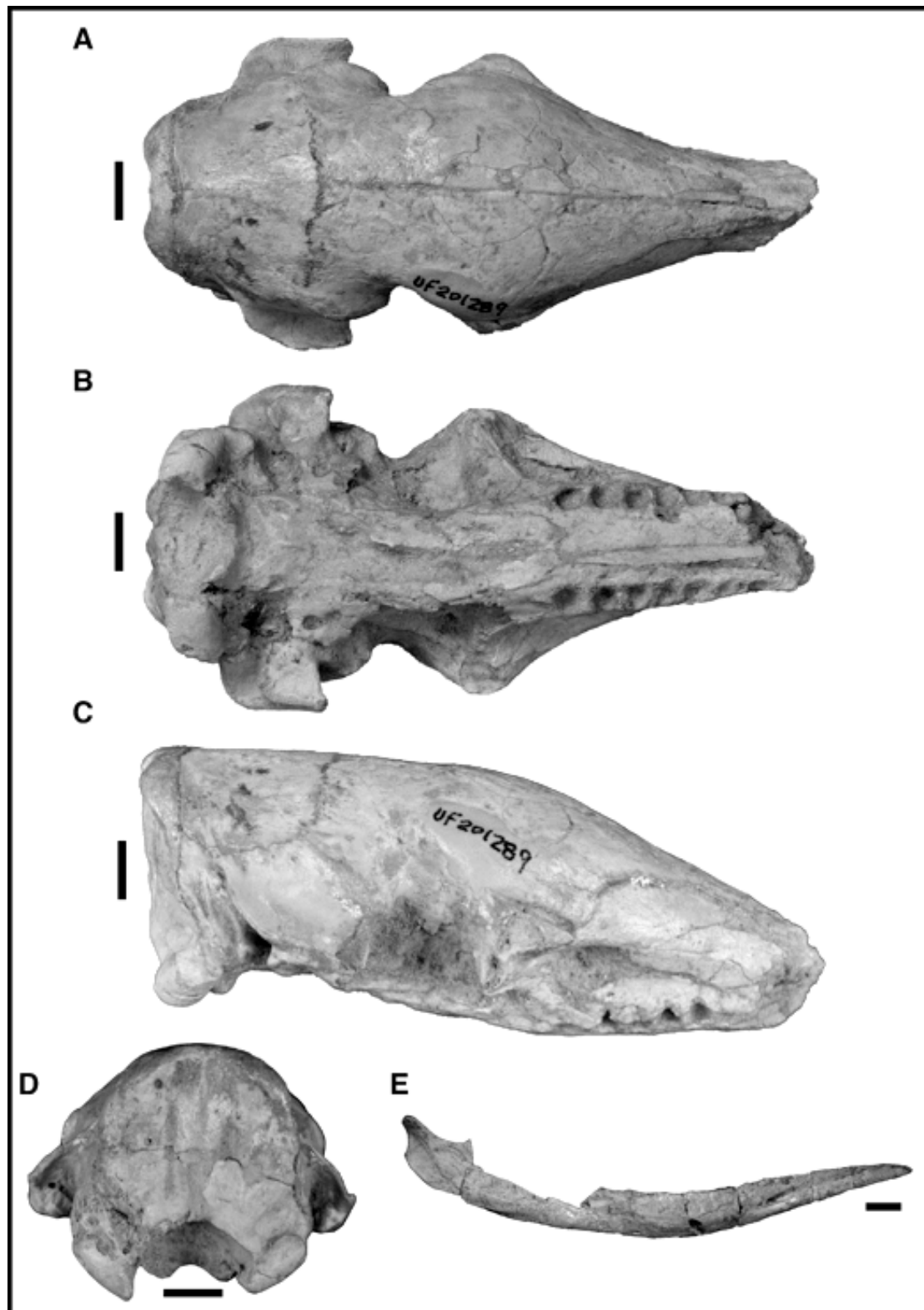


**Figura 4.2.** Cráneo de *Anadasypus hondanus* (IGM 183862) en vista dorsal (A), ventral (B), detalle de la región ótica (C), vista lateral derecha (D), lateral izquierda (E) y posterior (F). Escalas = 10 mm.

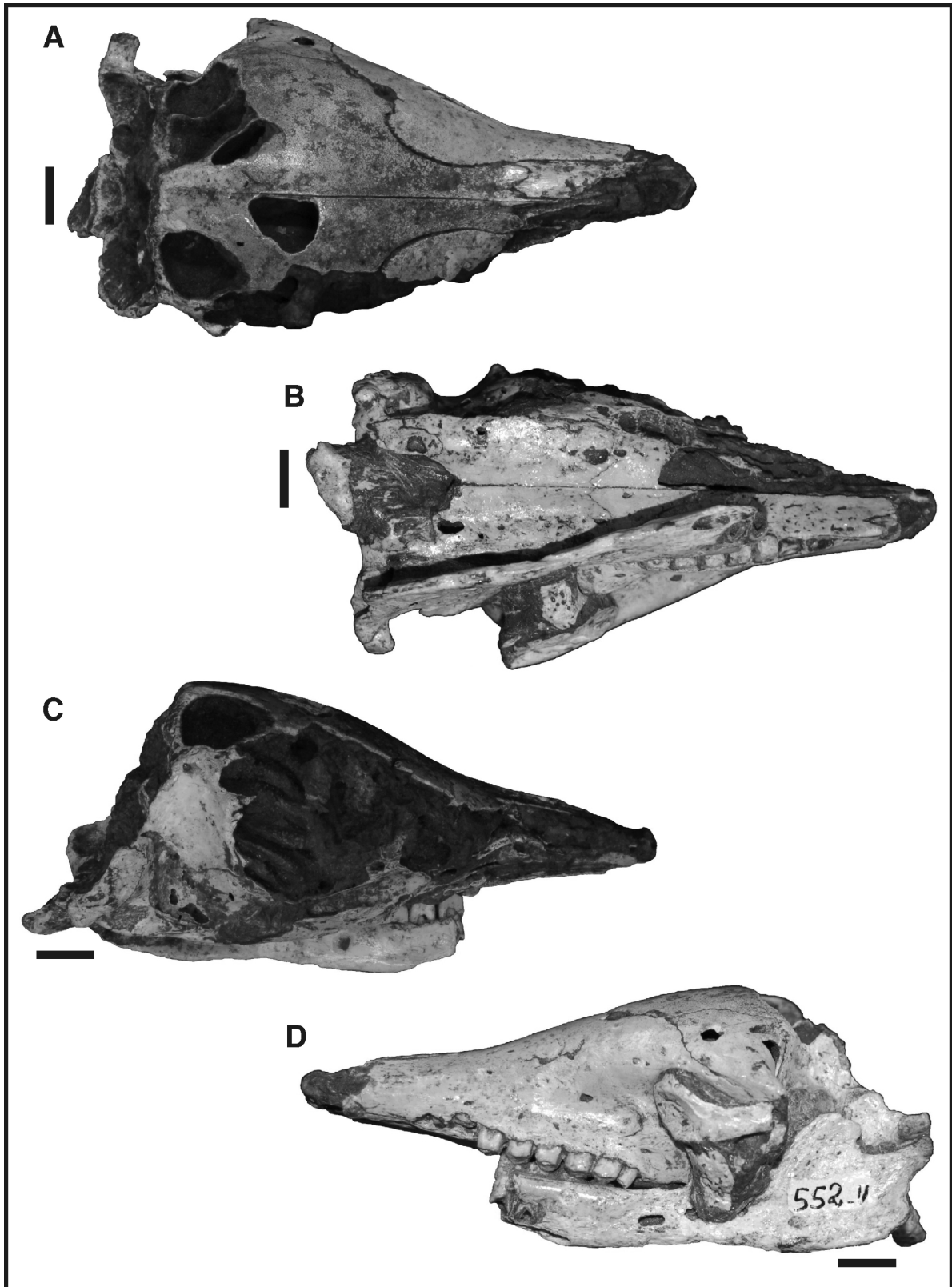


**Figura 4.3.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Propaopus sulcatus* (MACN 17989). Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C) y posterior (D); rama mandibular en vista lateral (E). Escalas = 10 mm.

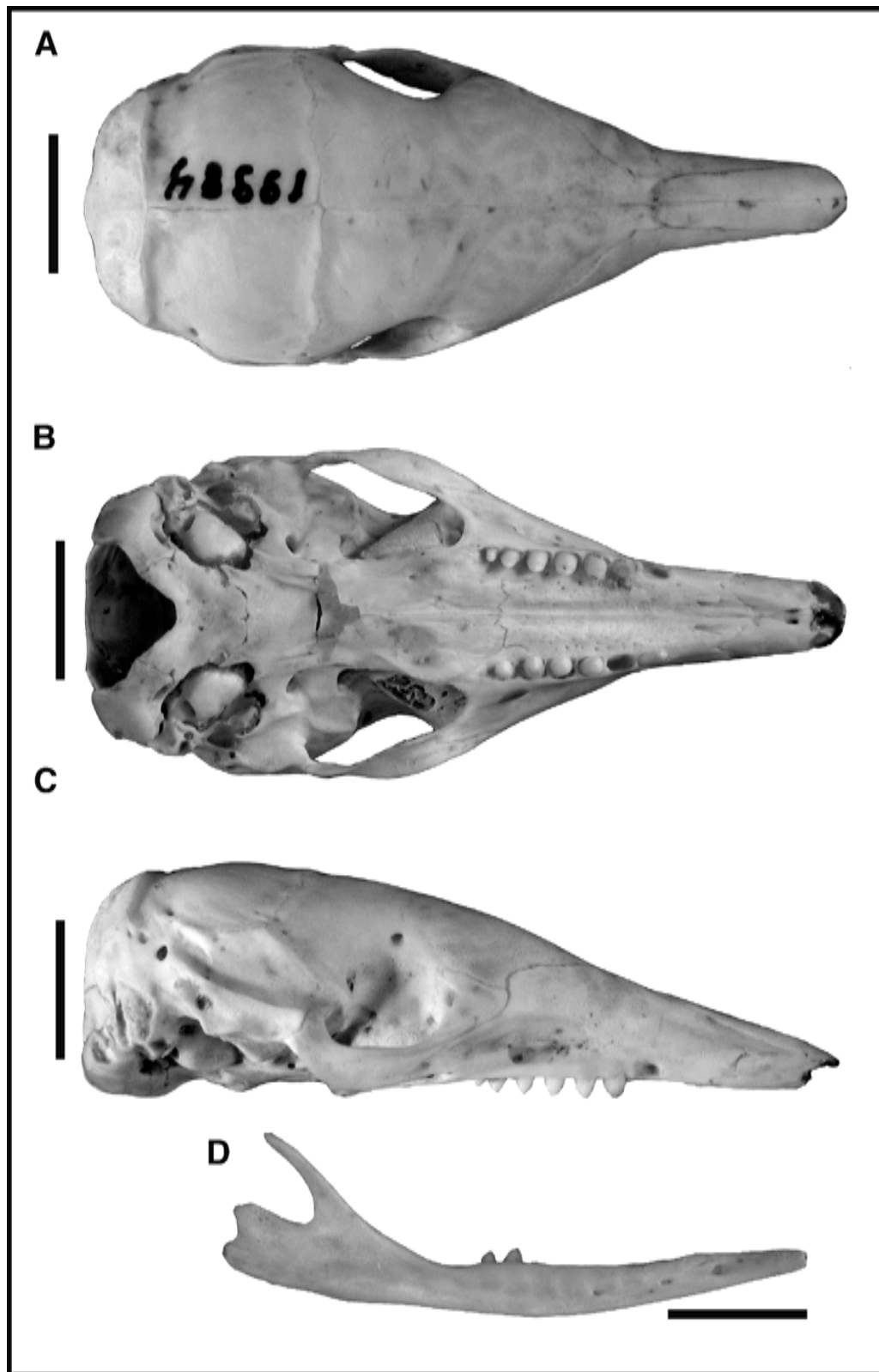




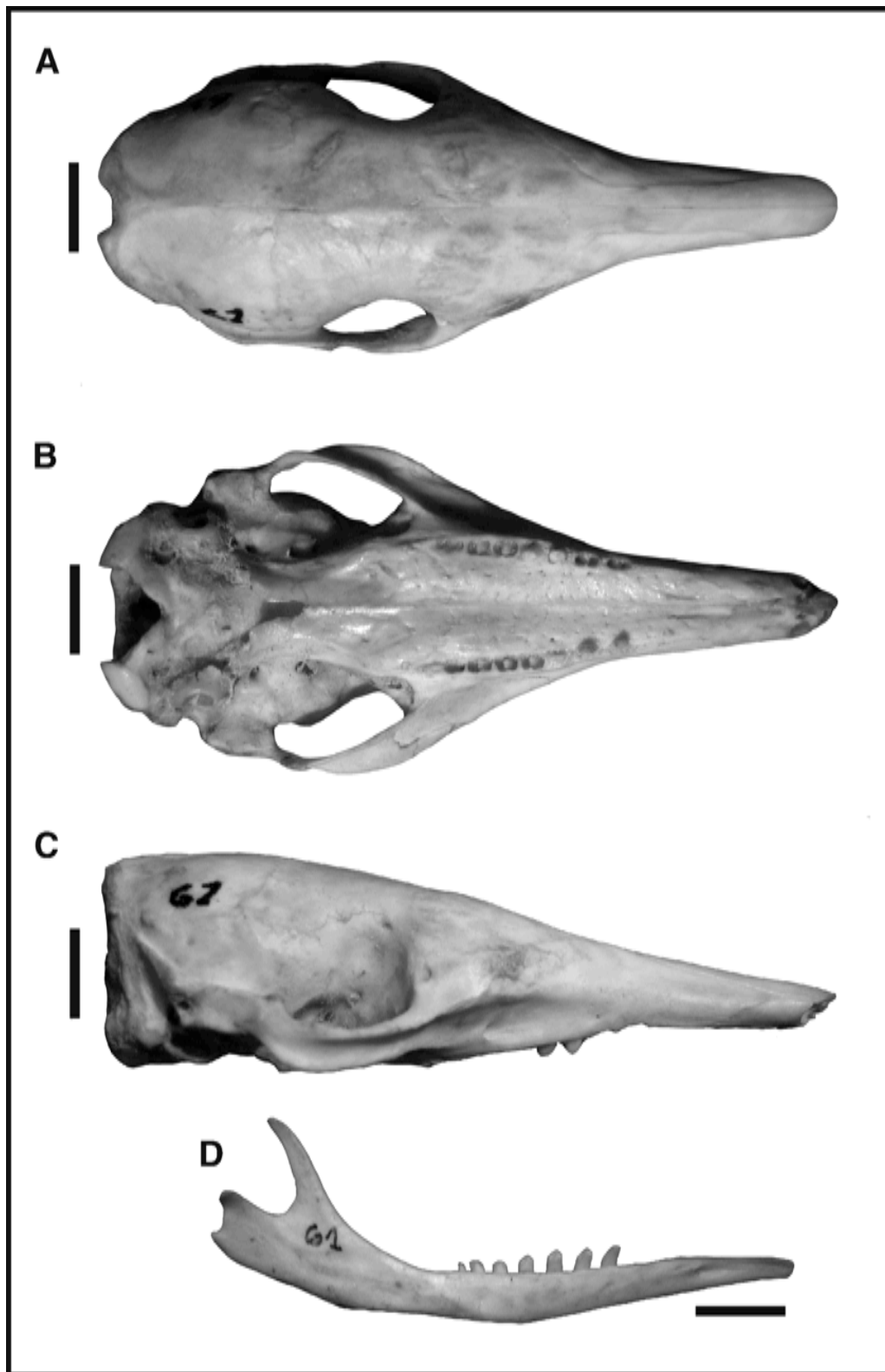
**Figura 4.4.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Dasypus bellus*. Cráneo (FLMNH 201289) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C) y posterior (D); rama mandibular (AMNH Fla 70-1168) en vista lateral (E). Escalas = 10 mm.



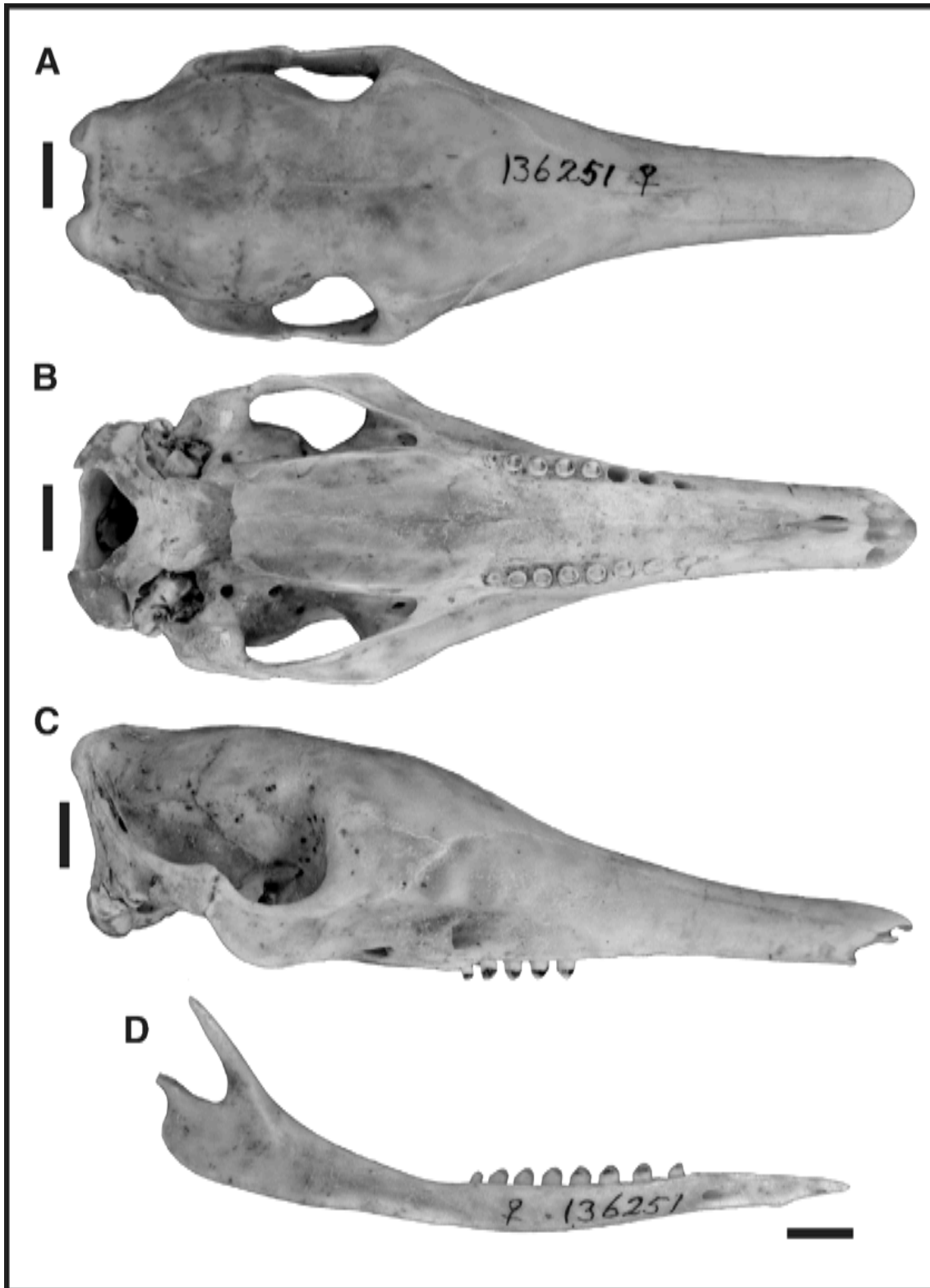
**Figura 4.5.** Cráneo parcial y rama mandibular izquierda de *Dasypus punctatus* (MN 552-V) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C) y lateral izquierda (D). Escalas = 10 mm.



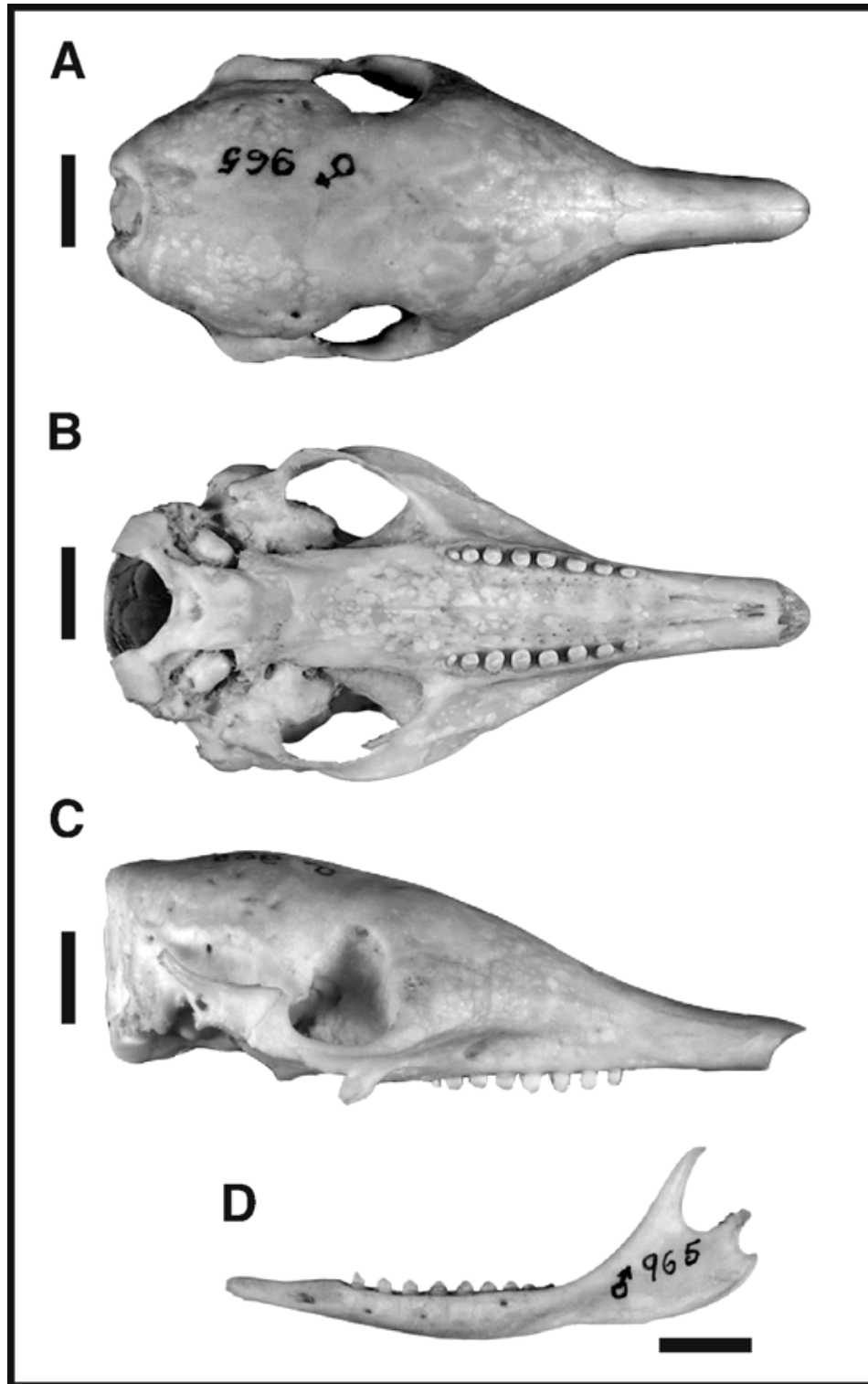
**Figura 4.6.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Dasypus septemcinctus* (MZUSP 19984). Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C); rama mandibular en vista lateral (D). Escalas = 10 mm.



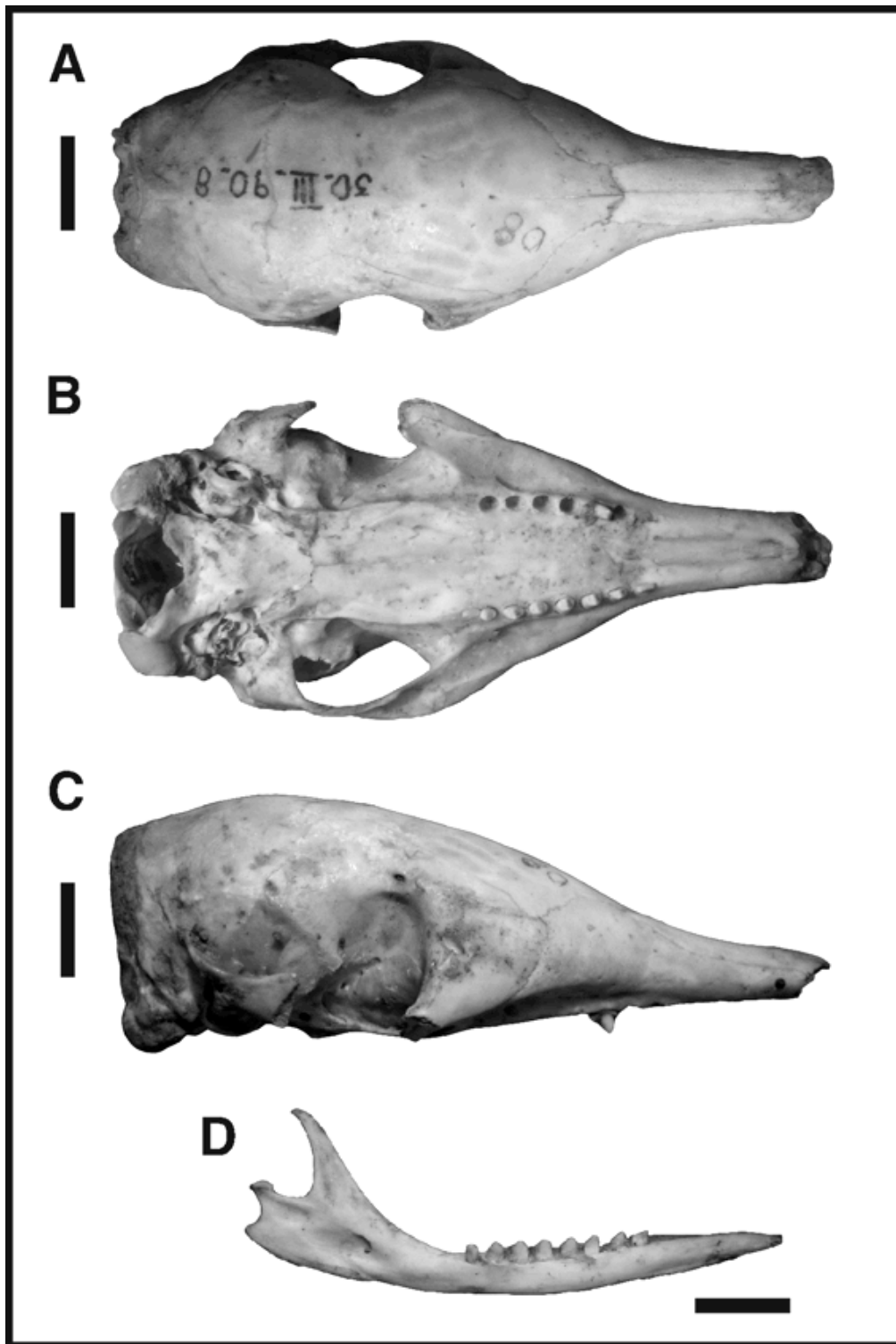
**Figura 4.7.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Dasypus hybridus* (MLP 1-I-03-65). Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C); rama mandibular en vista lateral (D). Escalas = 10 mm.



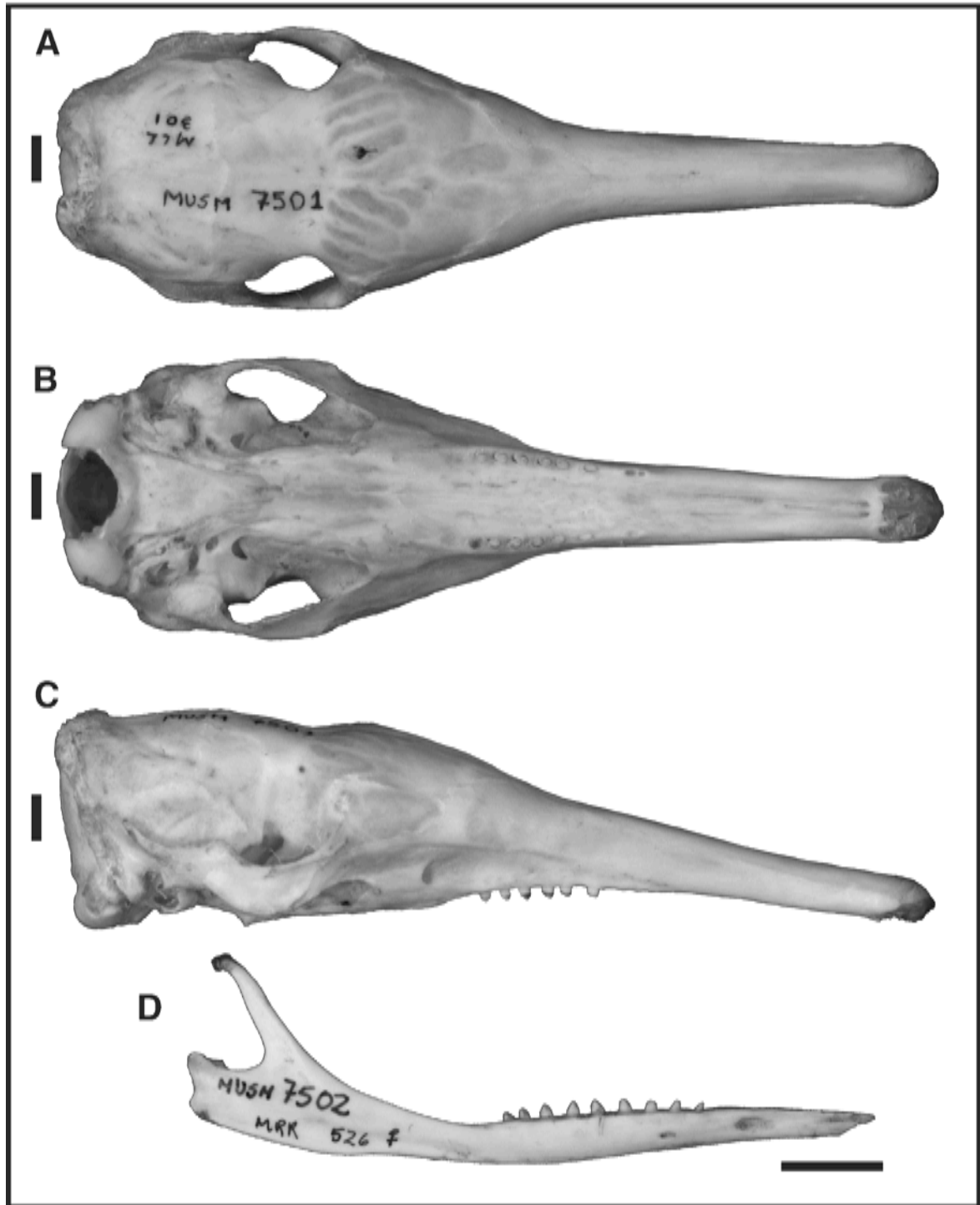
**Figura 4.8.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Dasypus kappleri* (AMNH 136251). Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C); rama mandibular en vista lateral (D). Escalas = 10 mm.



**Figura 4.9.** Cráneo y rama mandibular izquierda de *Dasypus sabanicola* (MEBRG 965). Cráneo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral izquierda (imagen invertida; C); rama mandibular en vista lateral (D). Escalas = 10 mm.

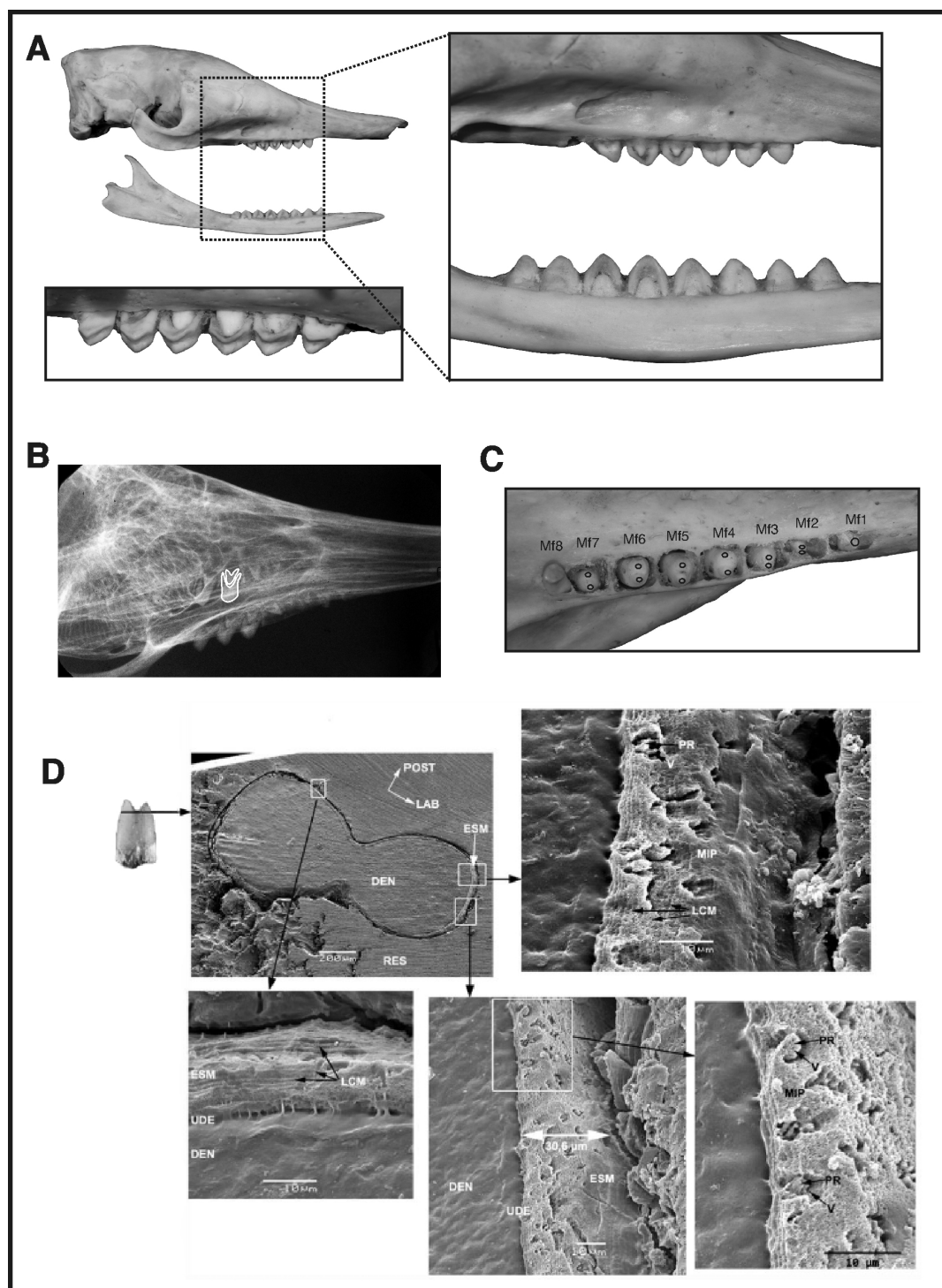


**Figura 4.10.** Cráneo y rama mandibular izquierda de *Dasypus yepesi* (MLP 30-III-90-8, holotipo). Cráneo en vista dorsal (**A**), ventral (**B**), lateral derecha (**C**); rama mandibular en vista medial (**D**). Escalas = 10 mm.

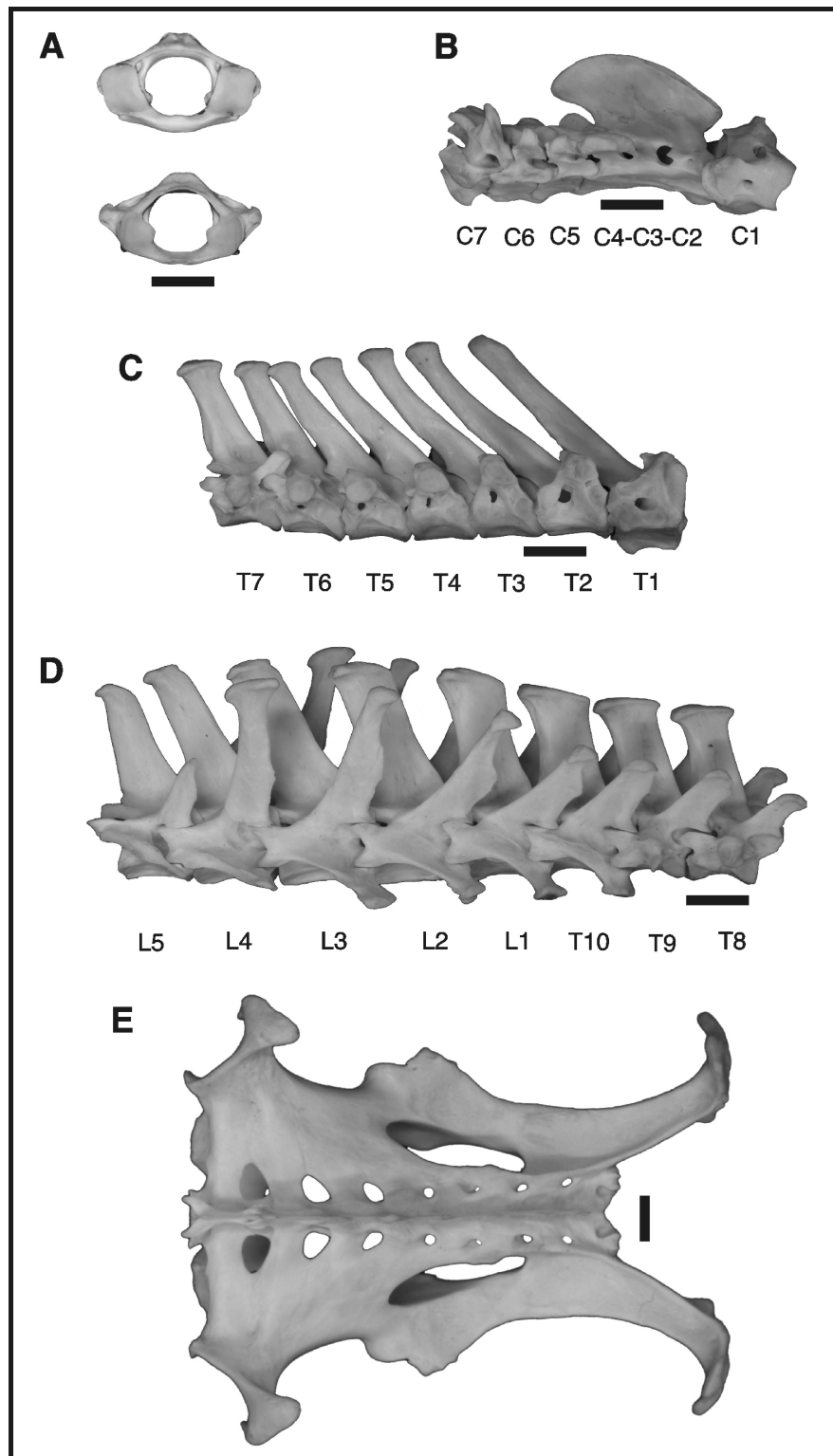


**Figura 4.11.** Cráneo y rama mandibular derecha de *Cryptophractus pilosus*. Cráneo (MUSM 7501) en vista dorsal (A), ventral (B), lateral derecha (C); rama mandibular (MUSM 7502) en vista lateral (D). Escalas = 10 mm.

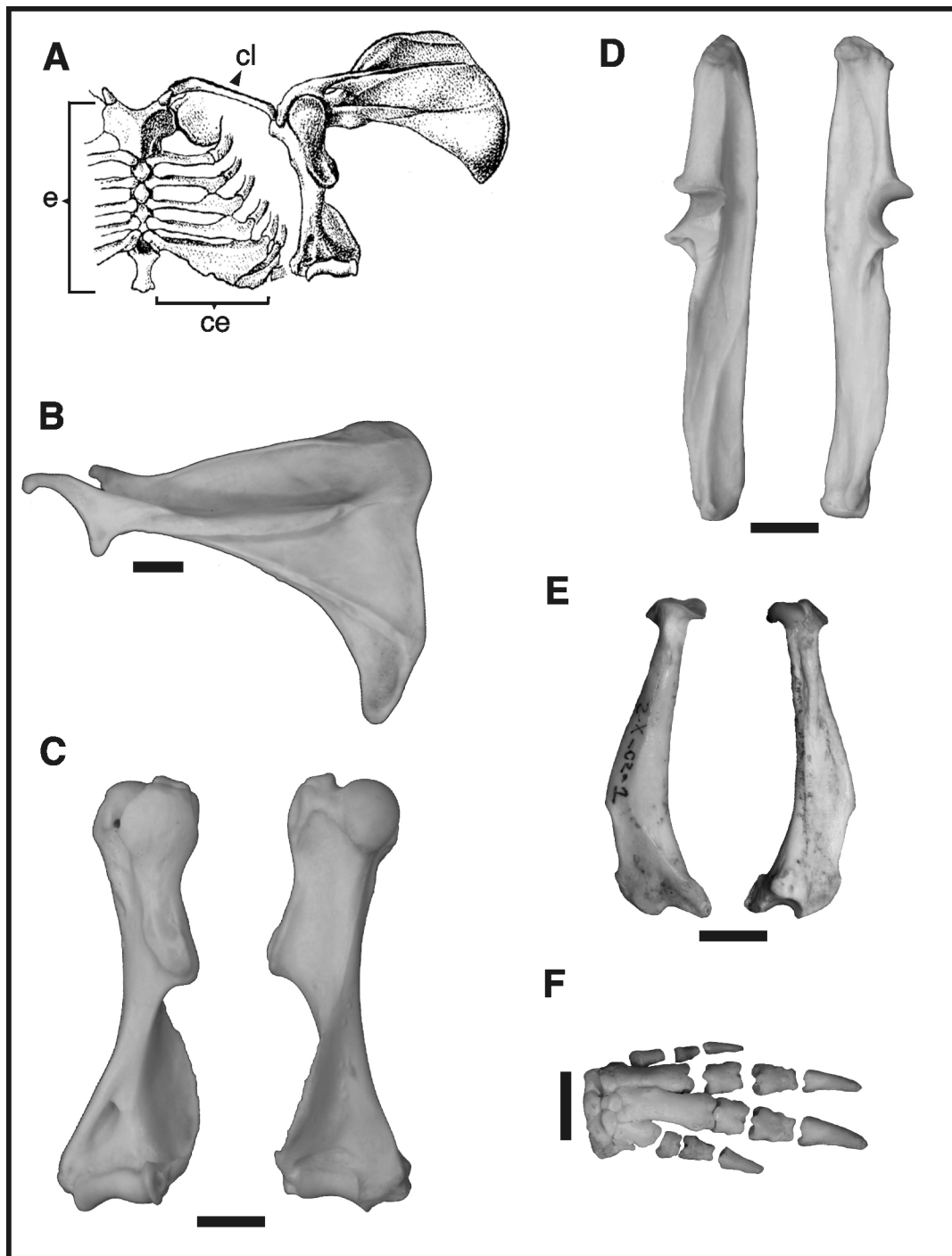




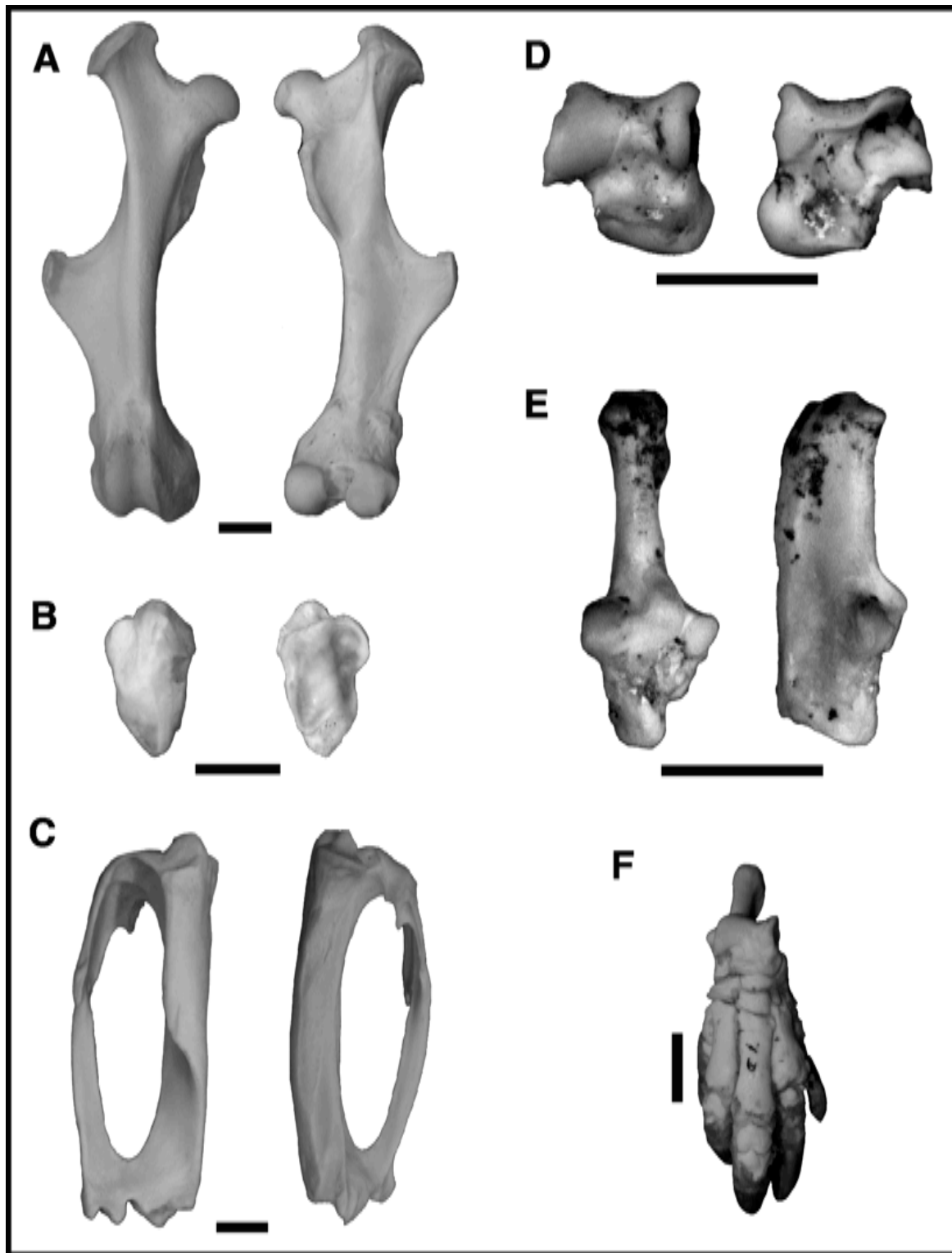
**Figura 4.12.** Dentición de los Dasypodini. **A**, Ejemplar de *Dasypus kappleri* (MZUSP 8950) en recambio dentario; **B**, radiografía de *D. hybridus* (AAC 12) mostrando dientes deciduos y definitivos; **C**, cúspides de los dientes definitivos en *D. kappleri* (MZUSP 8950); **D**, esmalte en *D. novemcinctus* (MLP 1-I-03-74). Abreviaturas: **DEN**, dentina; **ESM**, esmalte; **LAB**, labial; **LCM**, líneas de crecimiento; **Mf**, molariforme; **MIP**, matriz interprismática; **POST**, posterior; **PR**, prisma; **RES**, resina; **UDE**, unión dentina-esmalte; **V**, vaina.



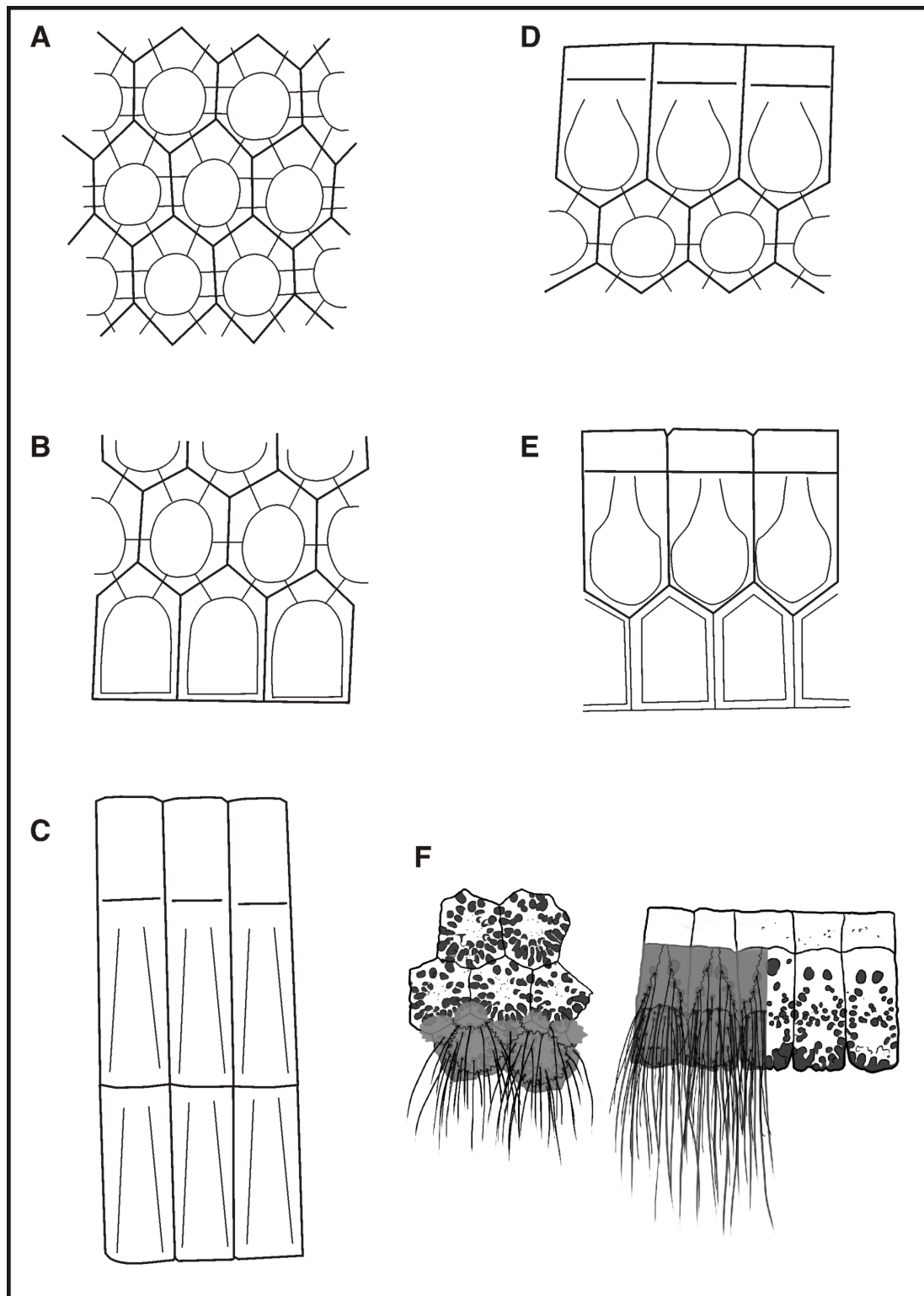
**Figura 4.13.** Vértex y sinsacro *Dasyurus novemcinctus* (MCN-MA 2836). Atlas en vista anterior y posterior (A), serie cervical (B), torácica (C–D) y lumbar (D) en vista lateral derecha; sinsacro en vista dorsal (E). Escalas = 10 mm.



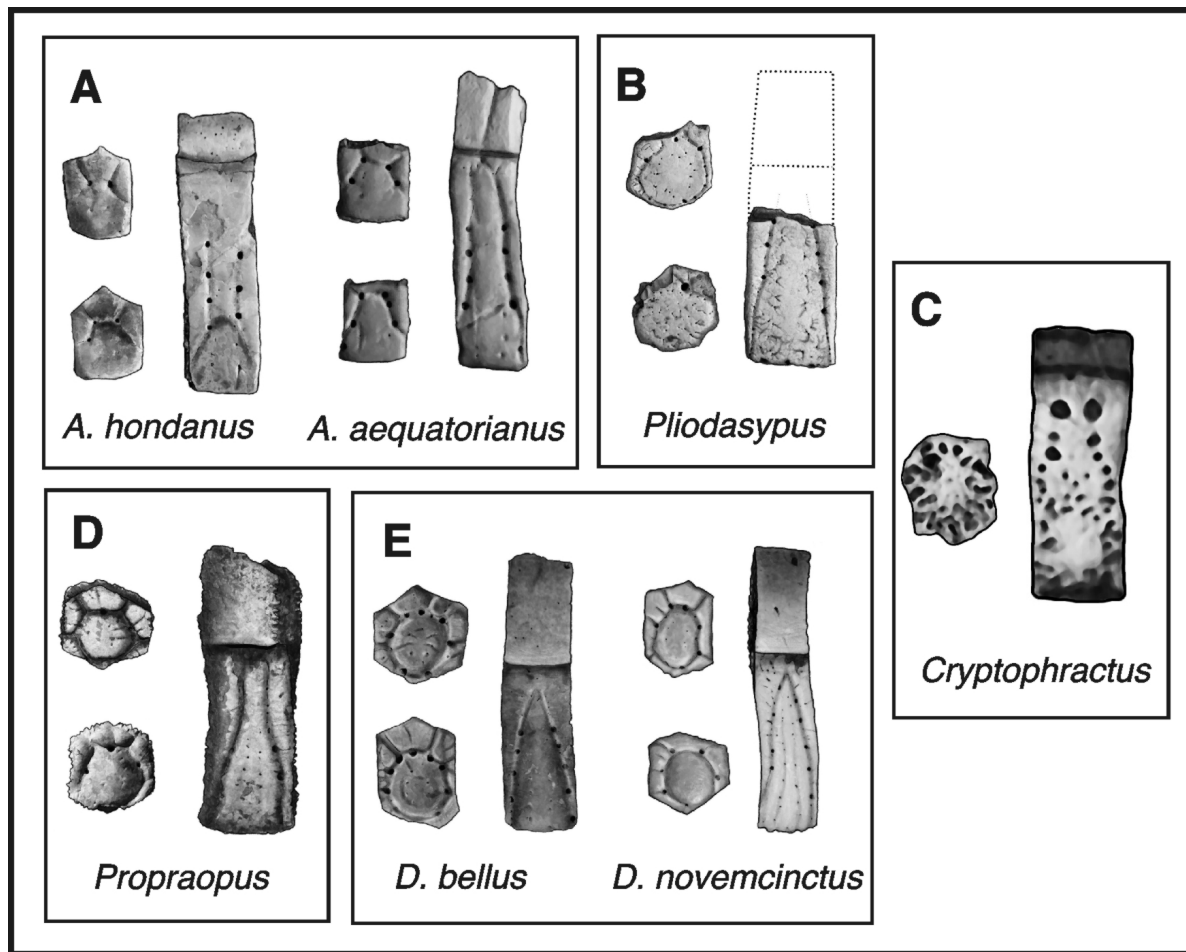
**Figura 4.14.** Dibujo esquemático de la cintura escapular de *Dasyurus novemcinctus* (A; modificado de Paula-Couto 1979); escápula en vista dorsal (B); húmero en vistas anterior y posterior (C); ulna en vistas lateral y medial (D; *Dasyurus novemcinctus*, MCN-MA 2836); radio en vistas lateral y medial (E; *D. novemcinctus*, MLP 2-X-02-1) y autopodio anterior en vista dorsal (F; *D. hybridus*, AAC 7). Escalas = 10 mm.



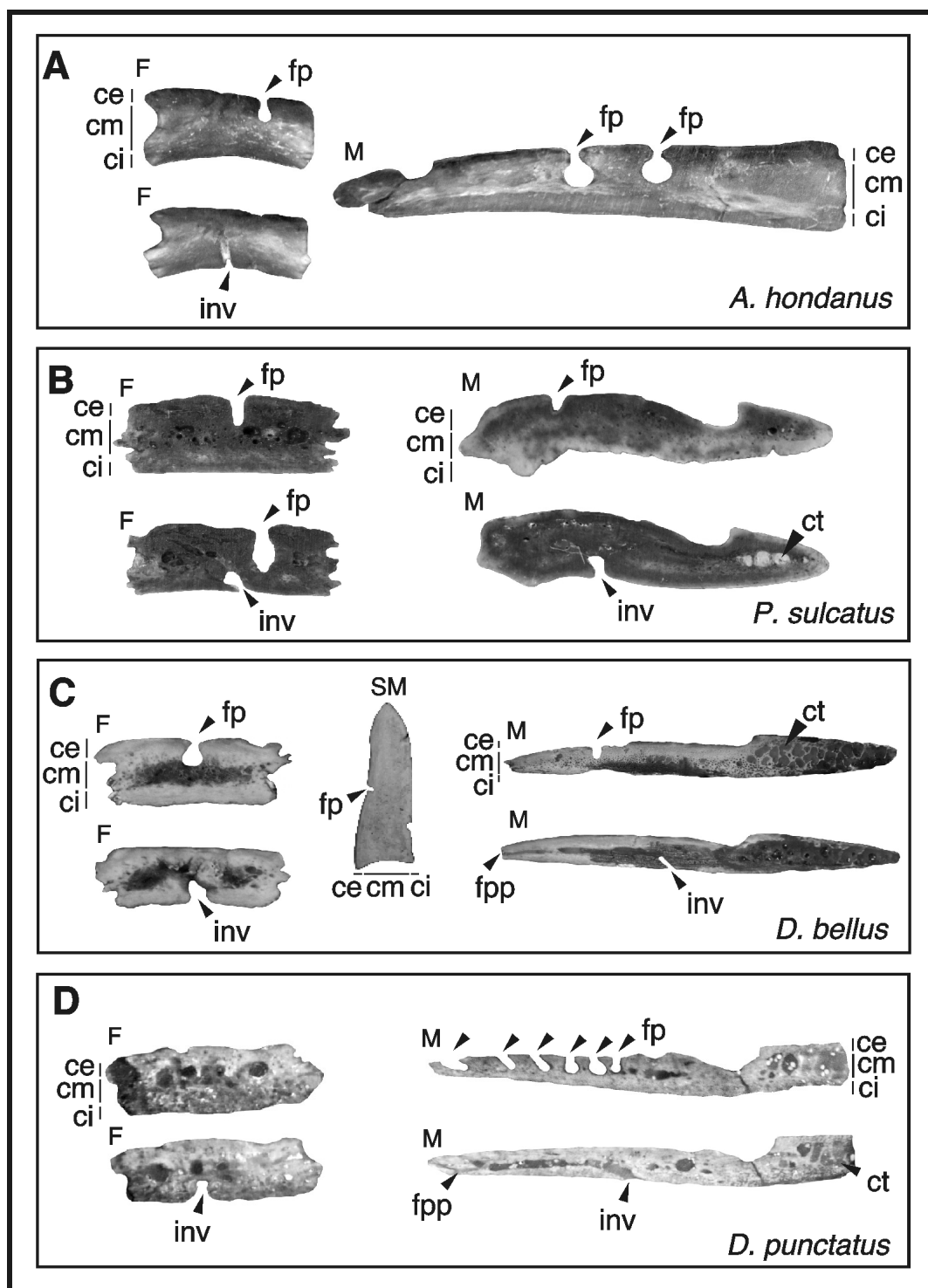
**Figura 4.15.** Fémur (A); rótula (B) y tibia-fíbula (C) en vistas anterior y posterior (*Dasyopus novemcinctus*, MCN-MA 2836); astrágalo en vista proximal y distal (D); calcáneo en vistas proximal y lateral (E; *Cryptophractus pilosus*, MUSM 24214); y autopodio posterior en vista dorsal (F; *D. hybridus*, AAC 7). Escalas = 10 mm.



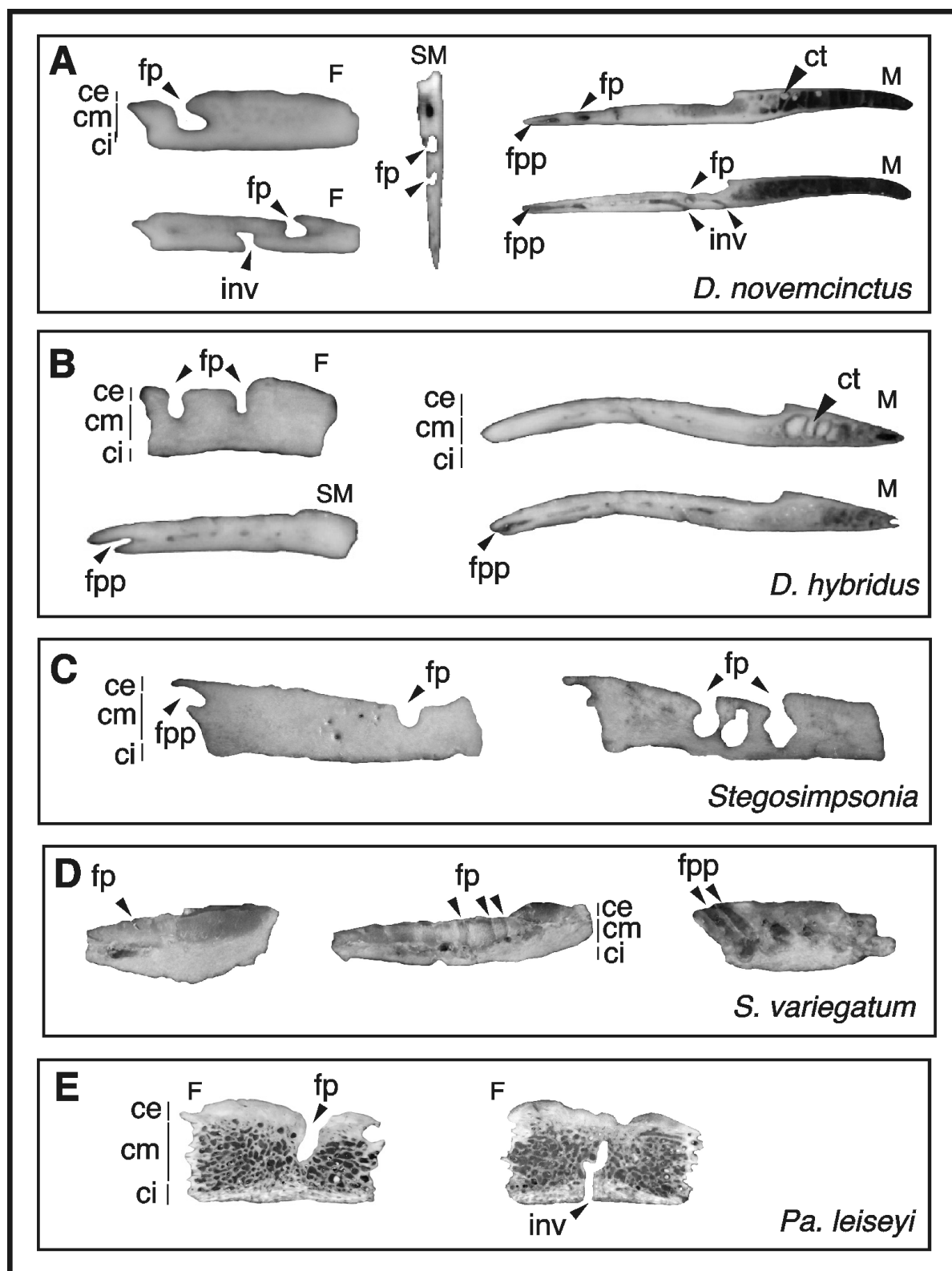
**Figura 4.16.** Dibujo esquemático de los osteodermos fijos (A), semimóviles escapulares (B), móviles (C), semimóviles pélvicos (D), y de un anillo caudal (E) (modificados de Holmes y Simpson 1931); dibujo esquemático de las escamas corneas (gris) sobre los osteodermos fijos y móviles de *Cryptophractus pilosus*.



**Figura 4.17.** Dibujo esquemático ilustrando la morfología de los osteodermos fijos y móviles de los distintos géneros de Dasypodini.

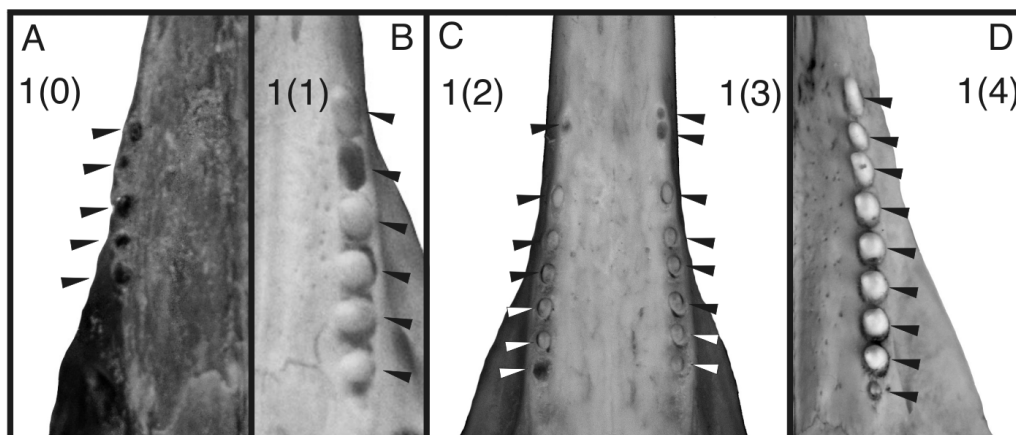


**Figura 4.18.** Microestructura de los osteodermos de *Anadasypus hondanus* (A), *Propaopus sulcatus* (B), *Dasypus bellus* (C) y *D. punctatus* (D). Abreviaturas: **ce**, capa externa; **ci**, capa interna; **cm**, capa media; **ct**, cavidades en la tecla; **inv**, foramen de ingreso neurovascular; **F**, osteodermo fijo; **fp**, foramen pilífero con salida en el surco principal; **fpp**, foramen pilífero en el borde posterior del osteodermo; **M**, osteodermo móvil; **SM**, osteodermo semimóvil.

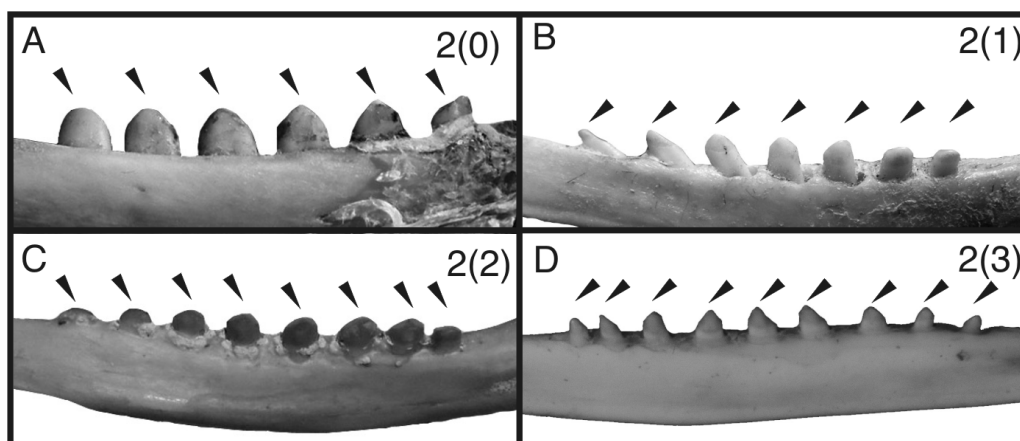


**Figura 4.19.** Microestructura de los osteodermos de *Dasyurus novemcinctus* (A), *D. hybridus* (B), *Stegosimpsonia* sp. (C), *Stegotherium variegatum* (D) y *Pachyarmatherium leiseyi*. Abreviaturas: ver Figura 4.18.

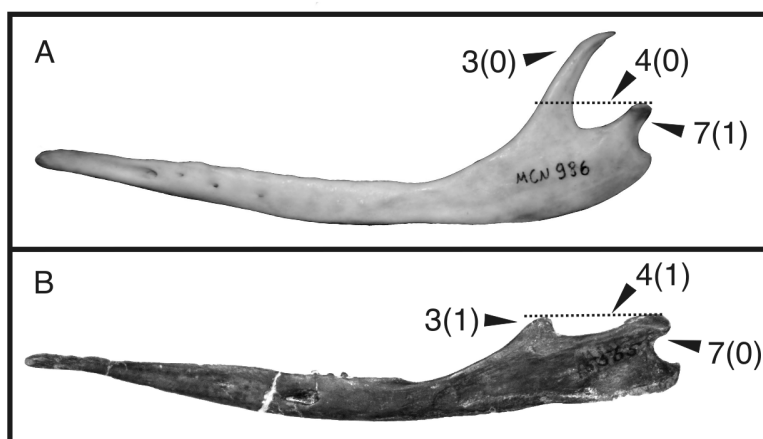




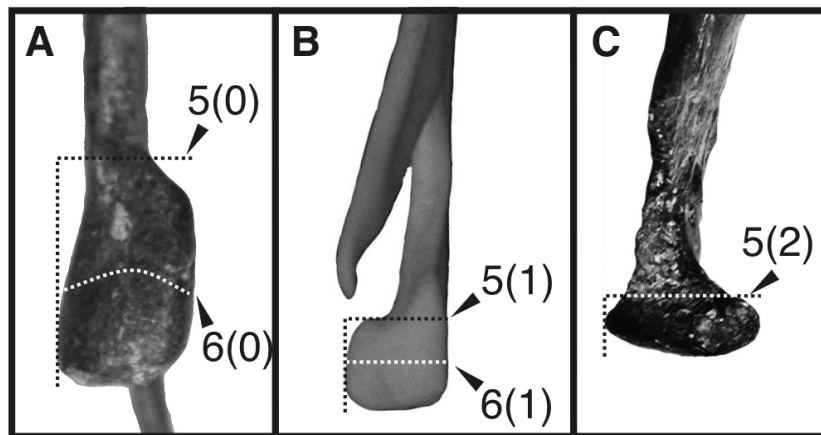
**Figura 5.1.** Carácter 1. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus septemcinctus*; **C**, *Cryptophractus pilosus*; **D**, *Dasypus novemcinctus*.



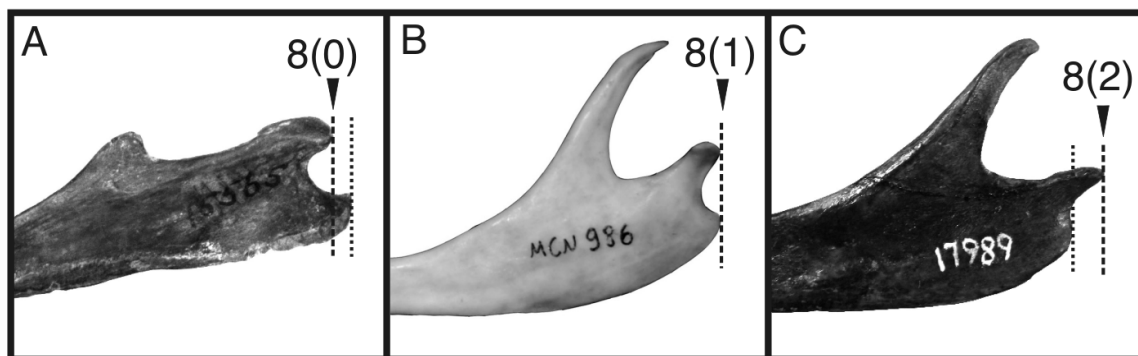
**Figura 5.2.** Carácter 2. **A**, *Dasypus sabanicola*; **B**, *Dasypus hybridus*; **C** *Dasypus novemcinctus*; **D**, *Cryptophractus pilosus*.



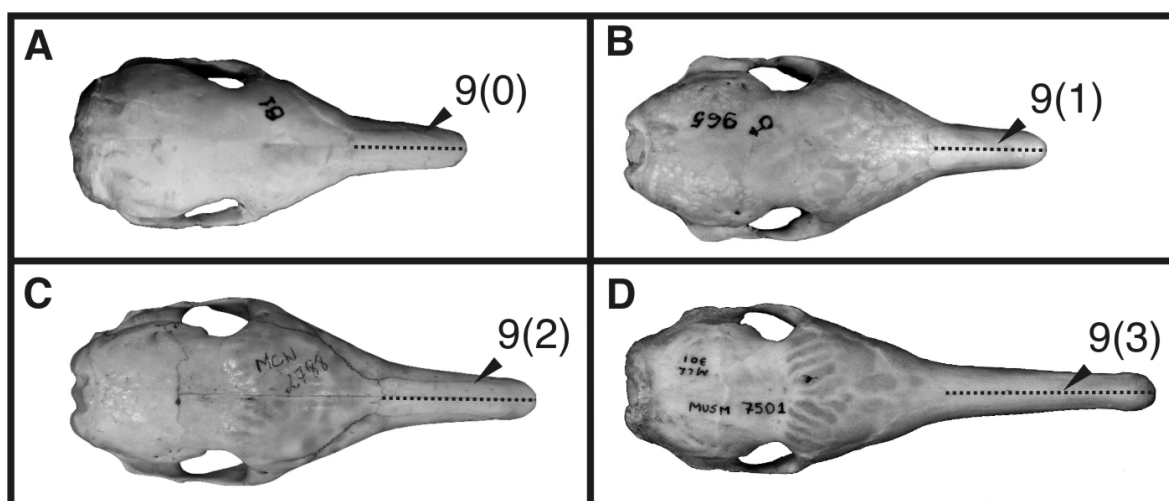
**Figura 5.3.** Caracteres 3, 4 y 7. **A**, *Dasypus novemcinctus*; **B**, *Stegotherium tauberi*.



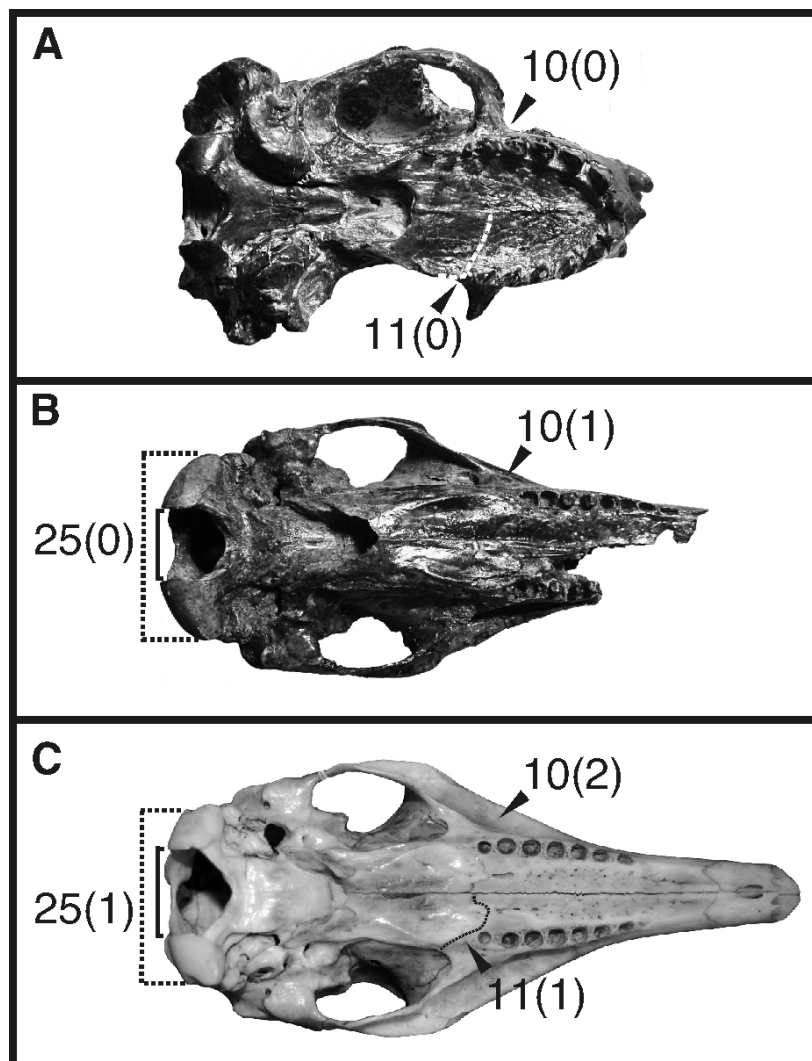
**Figura 5.4.** Caracteres 5 y 6. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Cryptophractus pilosus*; **C**, *Peltephilus ferox*.



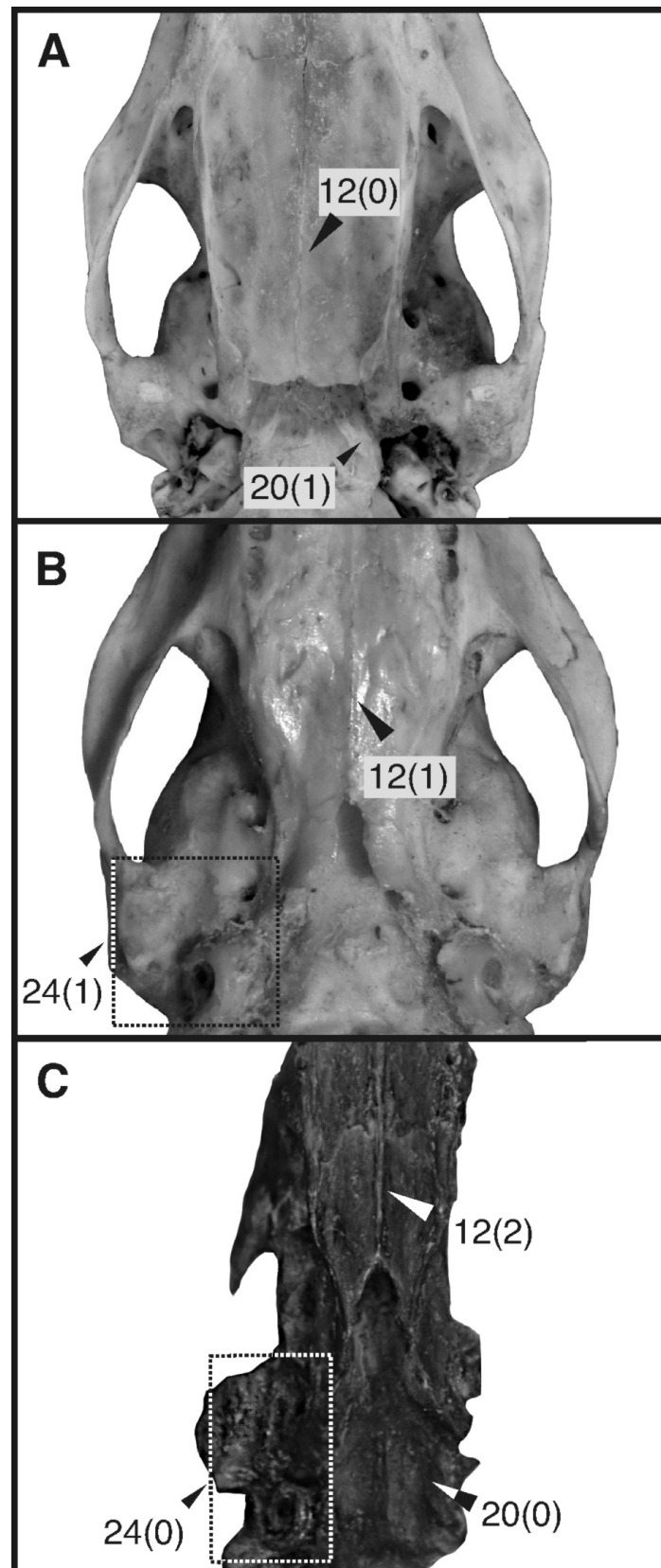
**Figura 5.5.** Carácter 8. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus novemcinctus*; **C**, *Proptraopus sulcatus*.



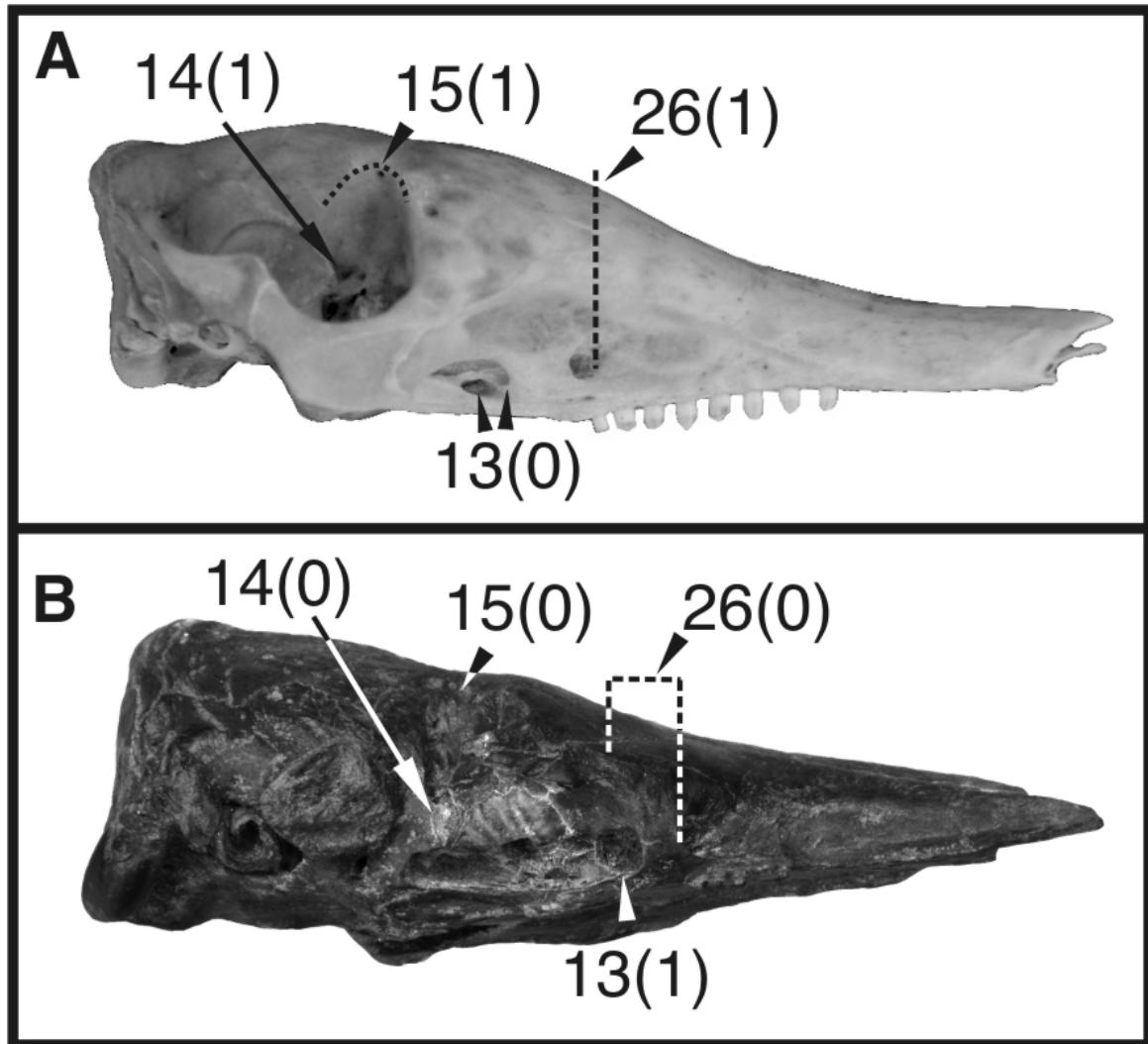
**Figura 5.6.** Carácter 9. **A**, *Dasypus septemcinctus*; **B**, *Dasypus sabanicola*; **C**, *Dasypus novemcinctus*; **D**, *Cryptophractus pilosus*.



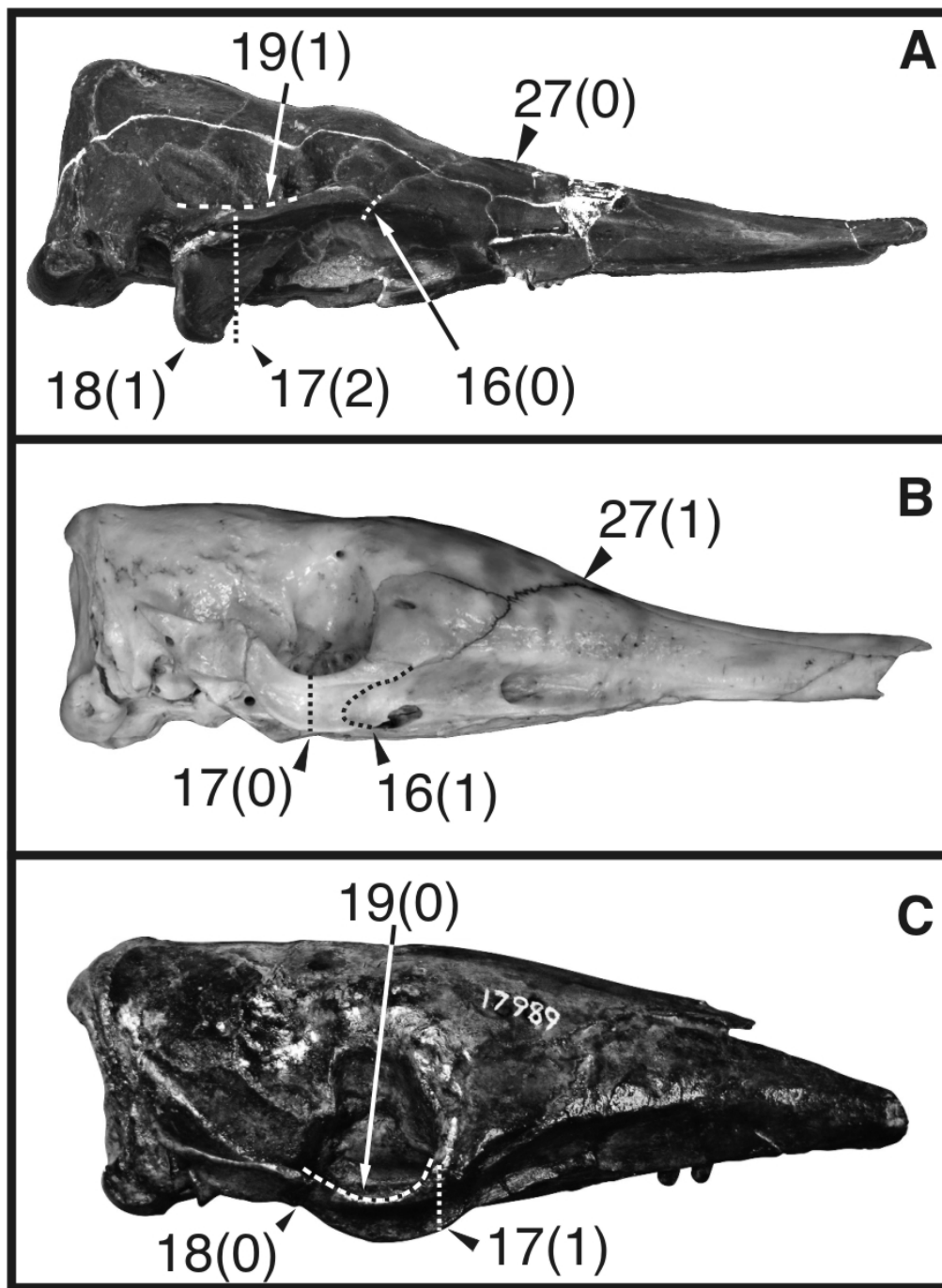
**Figura 5.7.** Caracteres 10, 11 y 25. **A**, *Peltephilus ferox*; **B**, *Propraopus sulcatus*; **C**, *Dasypus novemcinctus*.



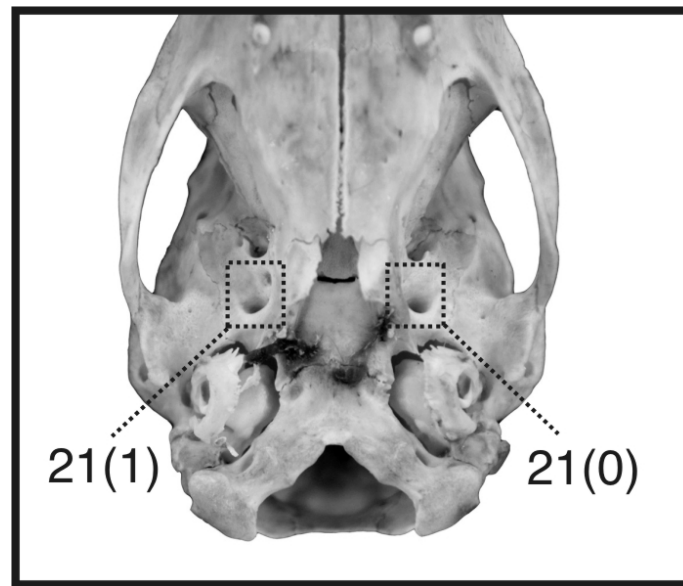
**Figura 5.8.** Caracteres 12, 20 y 24. **A**, *Dasypus kappleri*; **B**, *Dasypus hybridus*; **C**, *Stegotherium tauberi*.



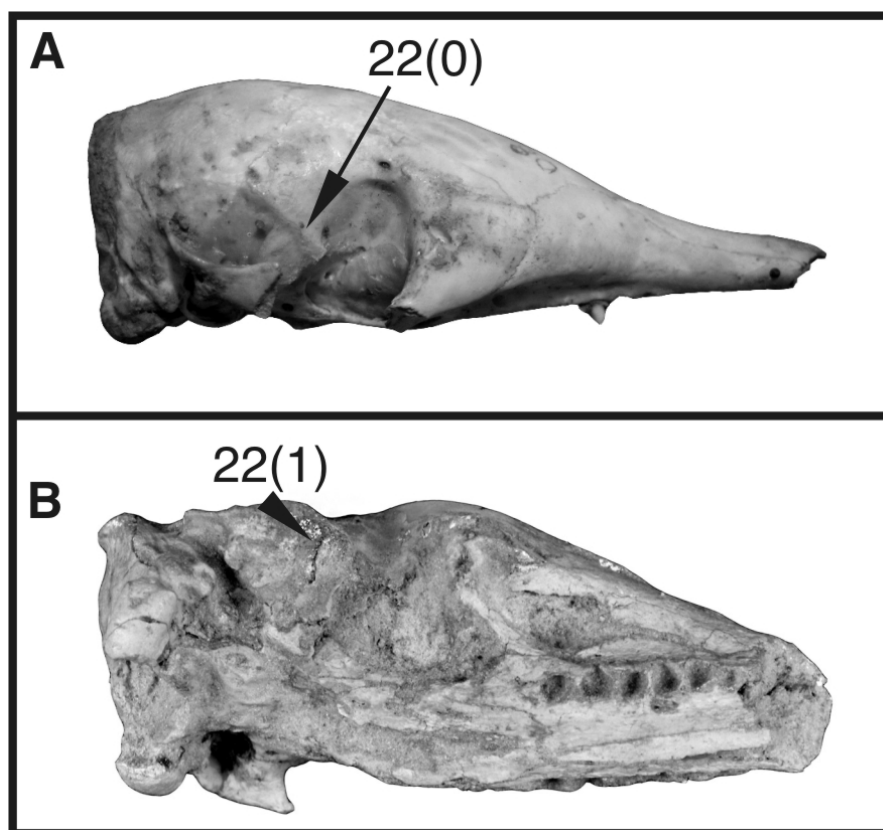
**Figura 5.9.** Caracteres 13, 14, 15 y 26. **A**, *Dasyus kappleri*; **B**, *Stegotherium tauberi*.



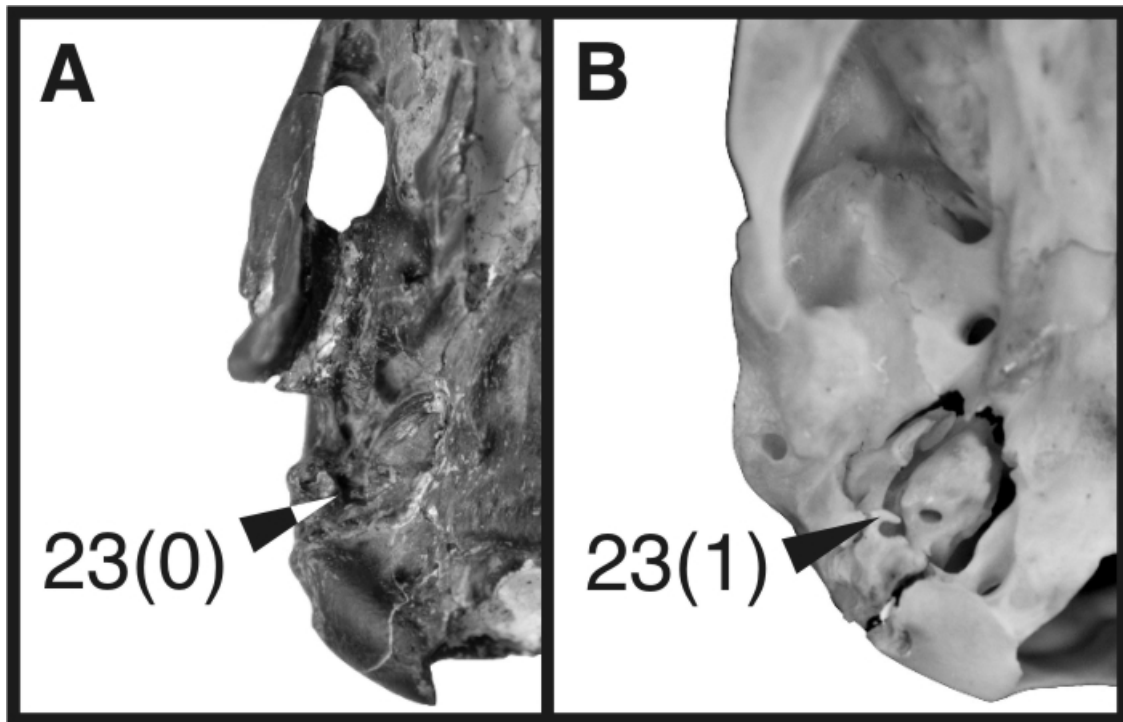
**Figura 5.10.** Caracteres 16, 17, 18, 19 y 27. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus novemcinctus*; **C**, *Propraopus sulcatus*.



**Figura 5.11.** Carácter 21. *Dasypus hybridus*.

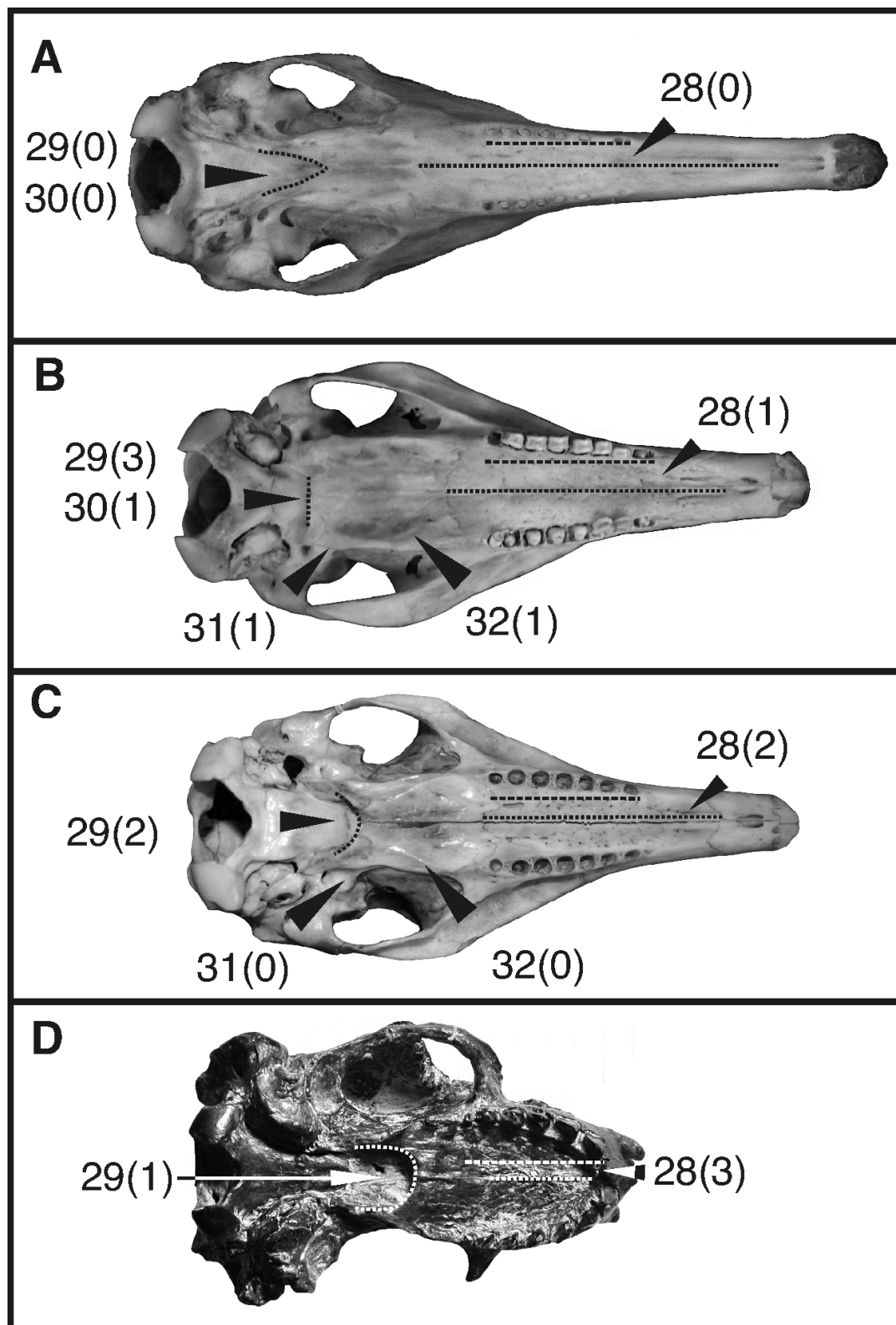


**Figura 5.12.** Carácter 22. **A**, *Dasypus yepesi*; **B**, *Dasypus bellus*.

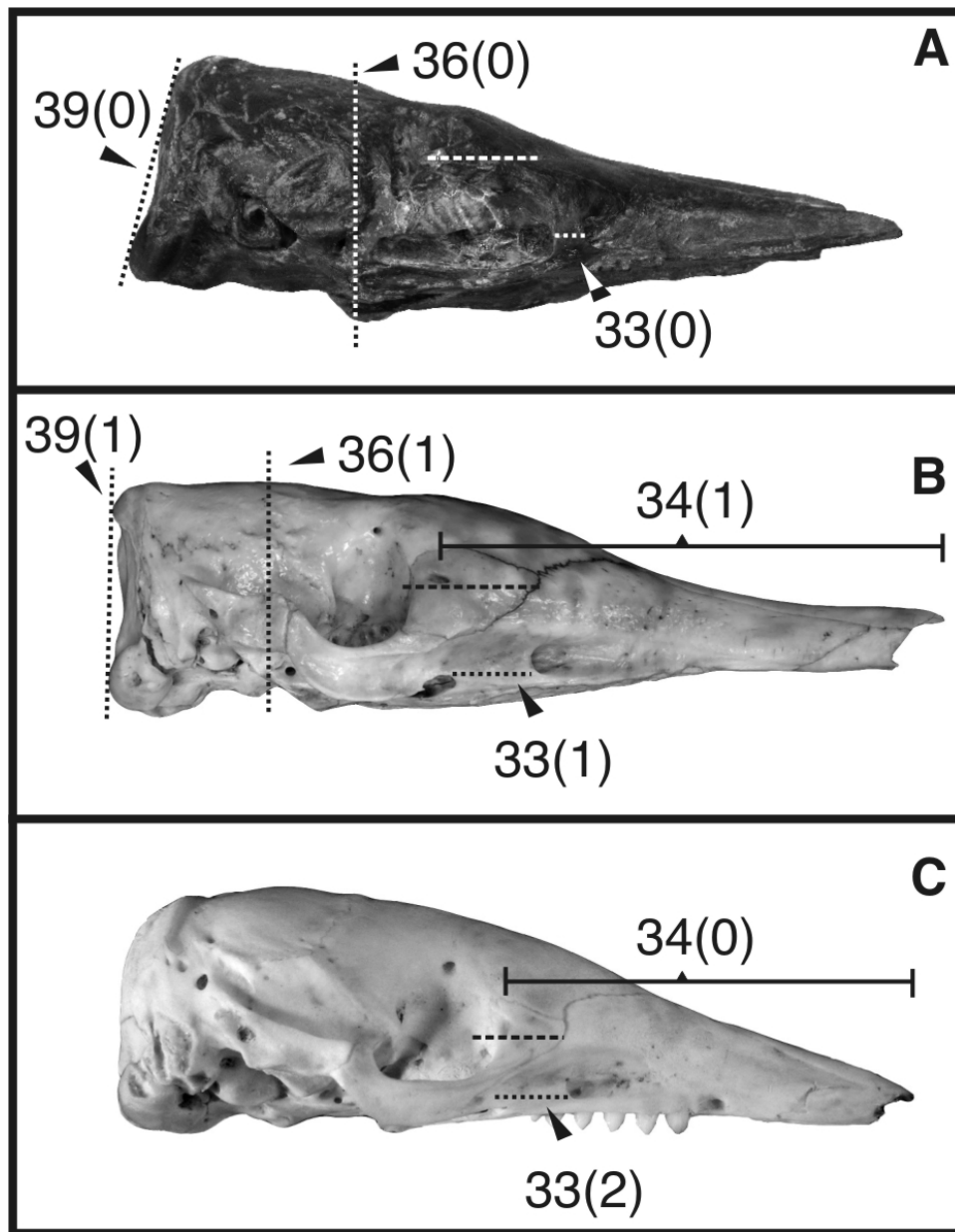


**Figura 5.13.** Carácter 23. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus hybridus*.

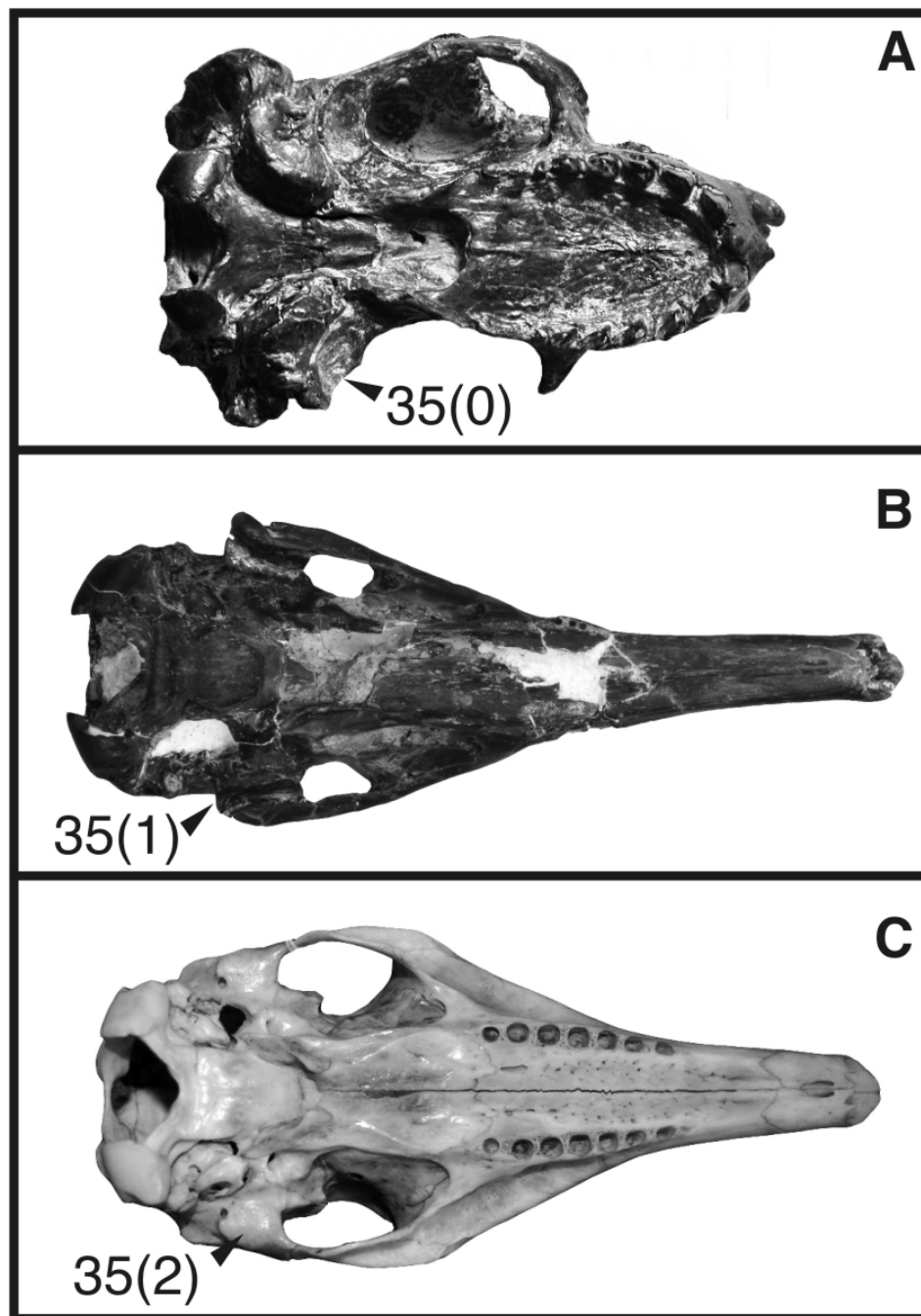




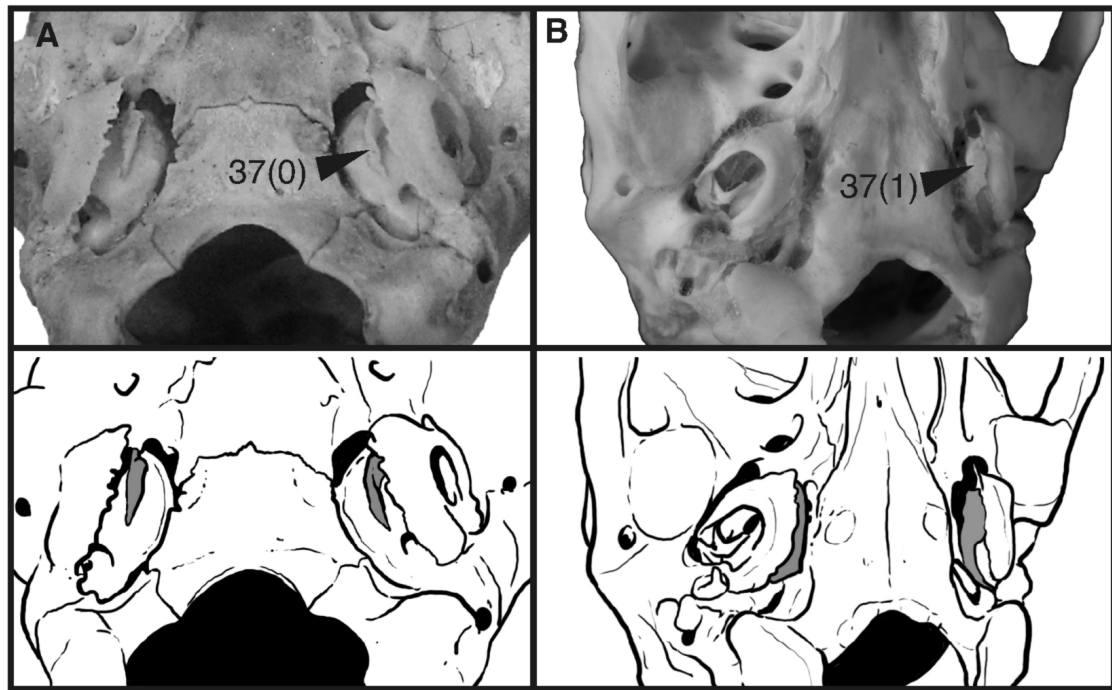
**Figura 5.14.** Caracteres 28, 29, 30, 31 y 32. **A**, *Cryptophractus pilosus*; **B**, *Dasypus kappleri*; **C**, *Dasypus novemcinctus*; **D**, *Peltephilus ferox*.



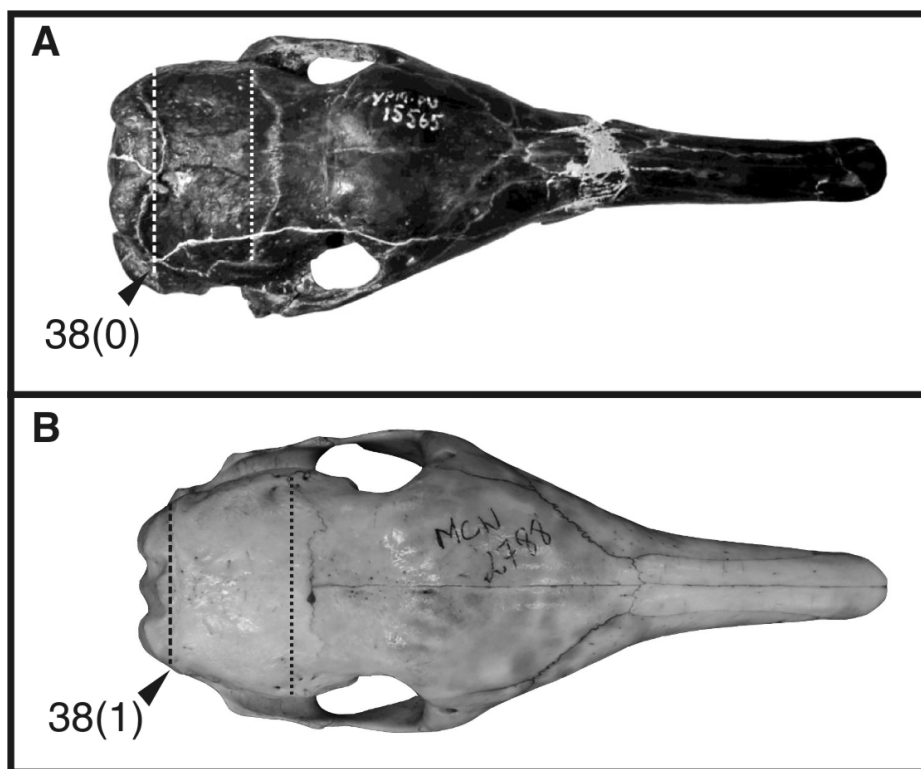
**Figura 5.15.** Caracteres 33, 34, 36 y 39. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus novemcinctus*; **C**, *Dasypus septemcinctus*.



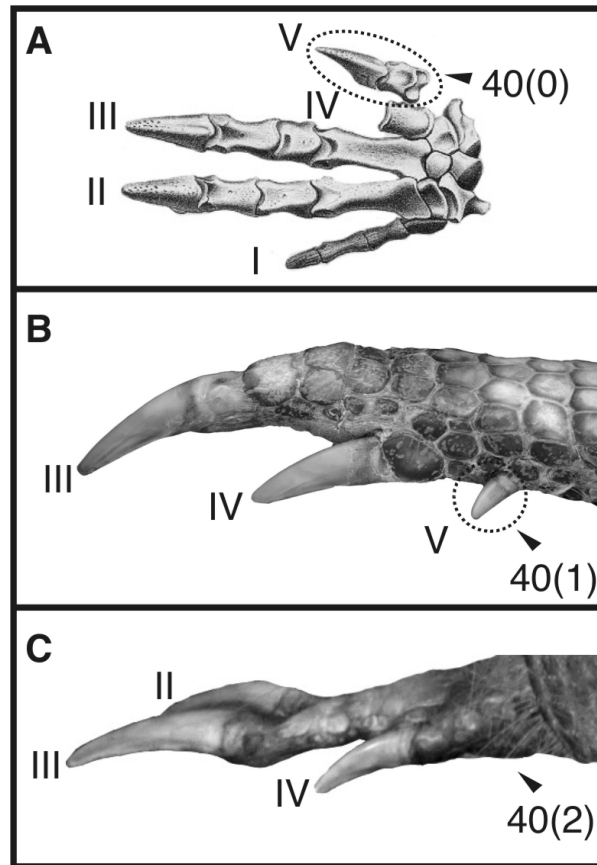
**Figura 5.16.** Carácter 35. **A**, *Peltephilus ferox*; **B**, *Stegotherium tauberi*; **C**, *Dasypus novemcinctus*.



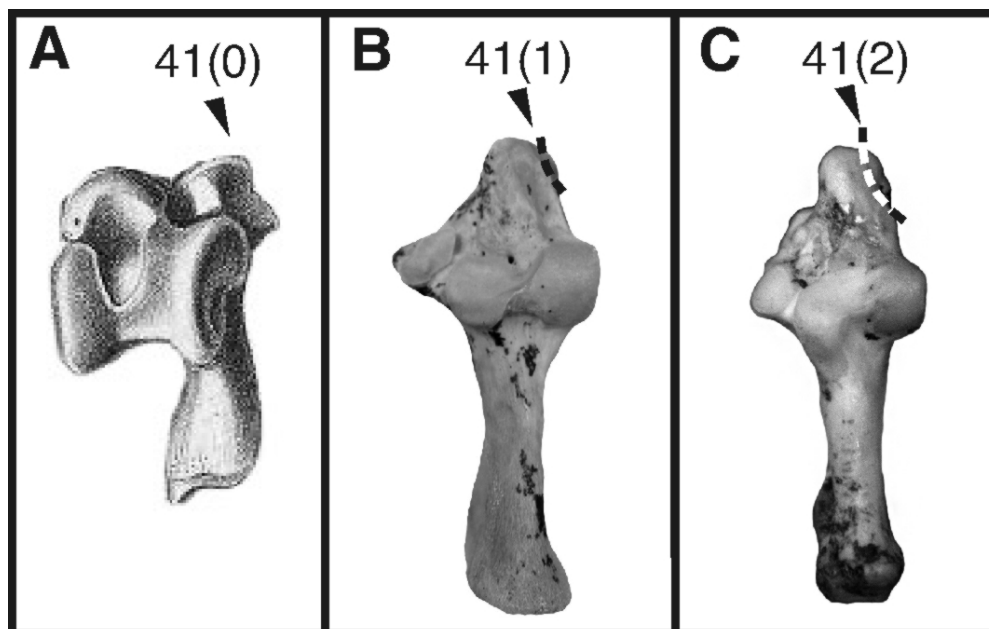
**Figura 5.17.** Carácter 37. **A**, *Dasypus septemcinctus*; **B**, *Cryptophractus pilosus*.



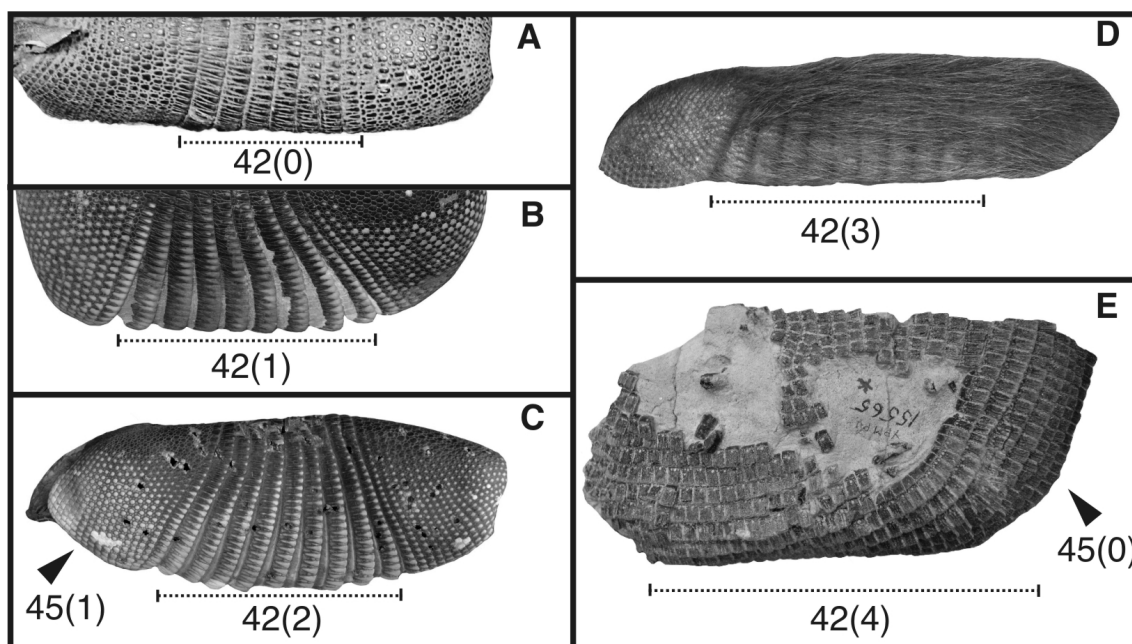
**Figura 5.18.** Carácter 38. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus novemcinctus*.



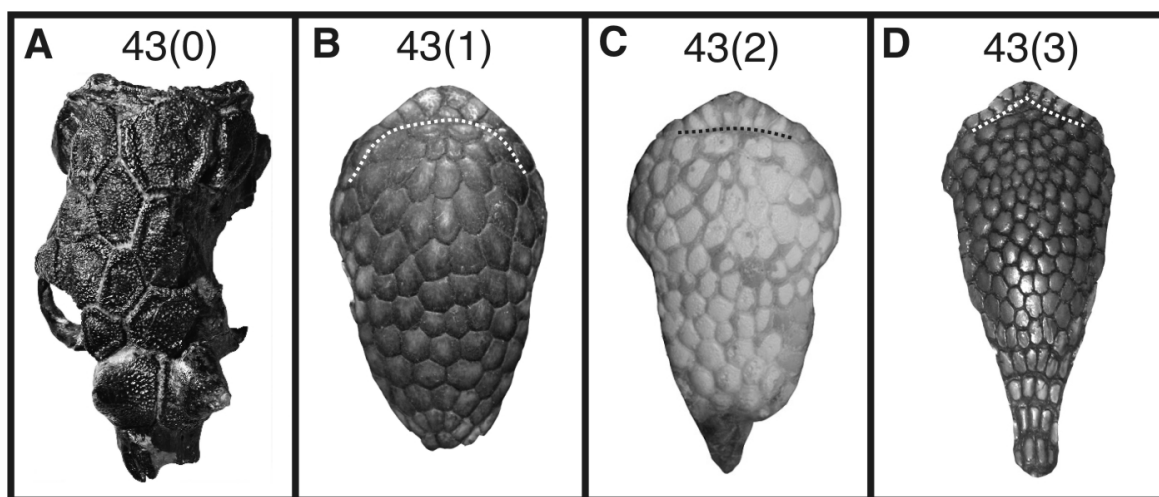
**Figura 5.19.** Carácter 40. **A**, *Peltephilus strepens* (modificado de Scott 1903–1904); **B**, *Dasypus kappleri*; **C**, *Cryptophractus pilosus*.



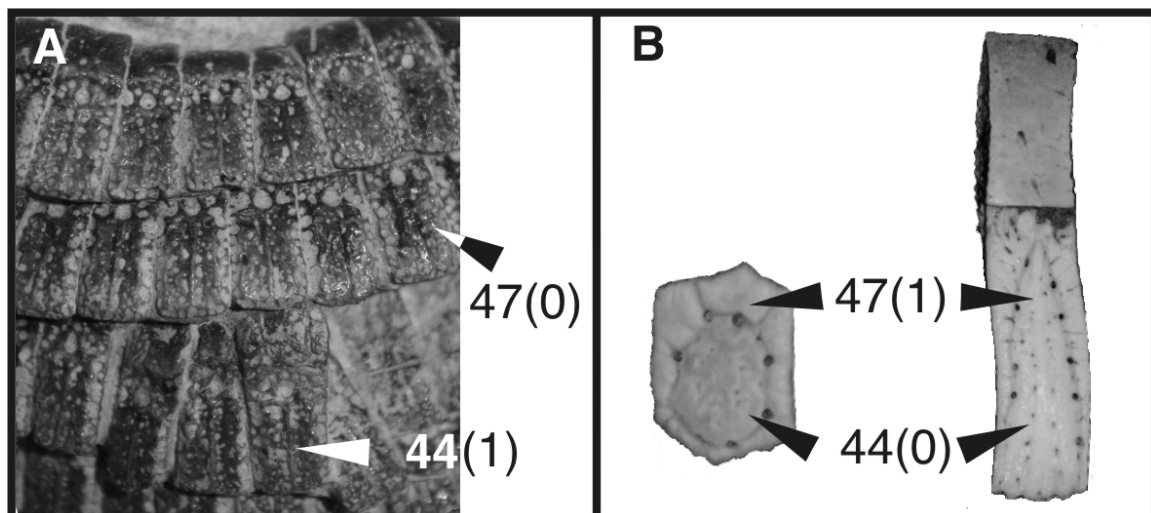
**Figura 5.20.** Carácter 41. **A**, *Peltephilus strepens* (modificado de Scott 1903–1904); **B**, *Dasypus bellus*; **C**, *Cryptophractus pilosus*.



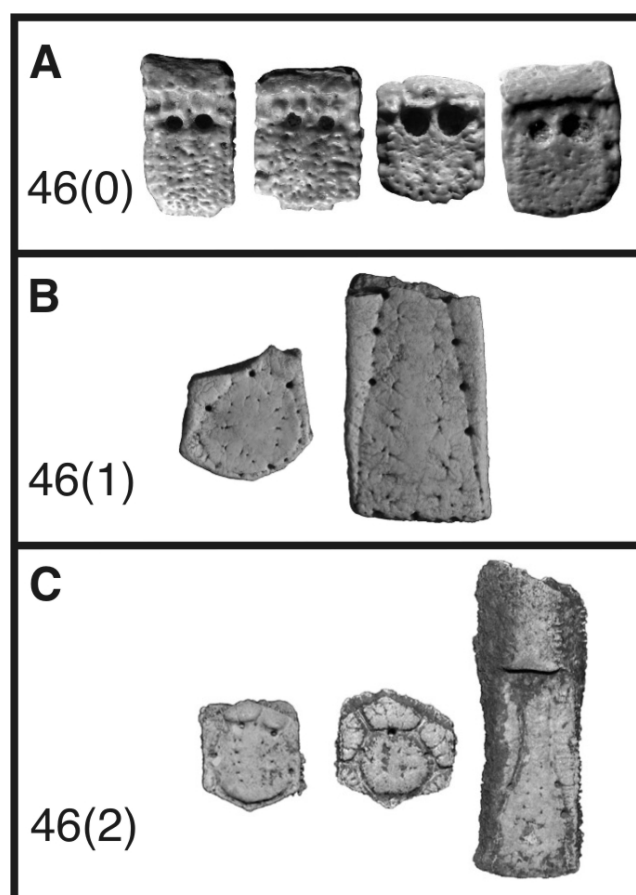
**Figura 5.21.** Caracteres 42 y 45. **A**, *Dasypus hybridus*; **B**, *Dasypus yepesi*; **C**, *Dasypus novemcinctus*; **D**, *Cryptophractus pilosus*; **E**, *Stegotherium tauberi*.



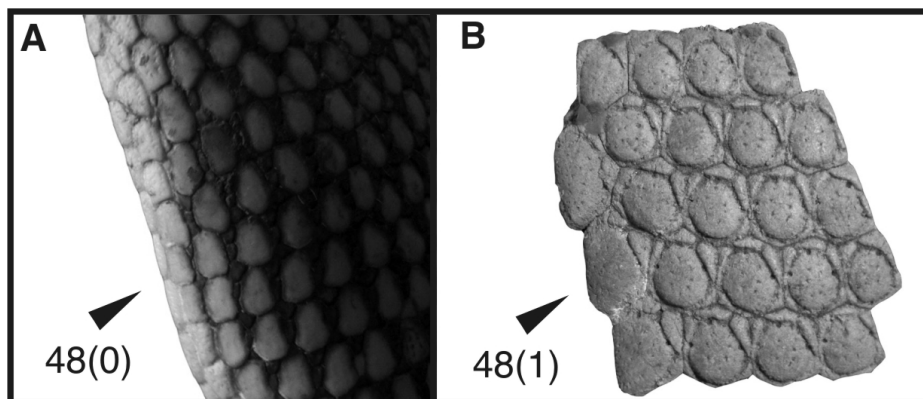
**Figura 5.22.** Carácter 43. **A**, *Peltephilus ferox*; **B**, *Dasypus yepesi*; **C**, *Dasypus hybridus*; **D**, *Cryptophractus pilosus*.



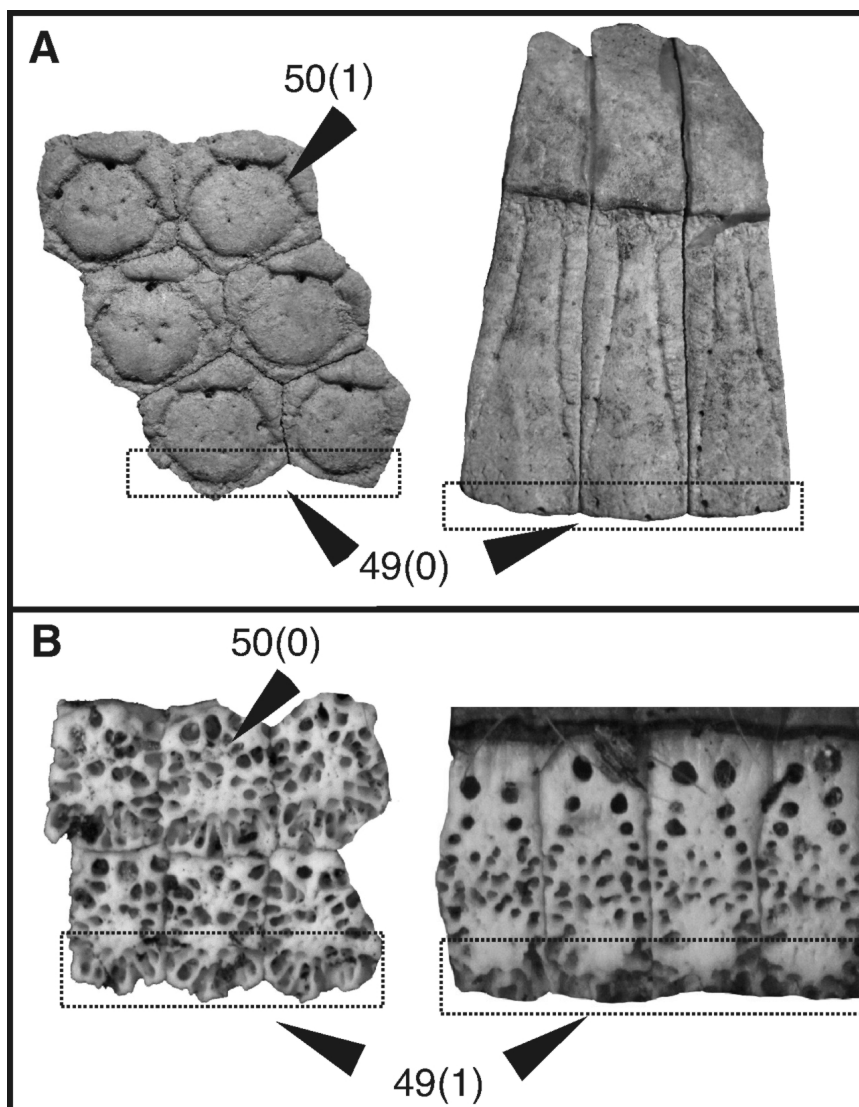
**Figura 5.23.** Caracteres 44 y 47. **A**, *Stegotherium tauberi*; **B**, *Dasypus novemcinctus*.



**Figura 5.24.** Carácter 46. **A**, *Peltephilus pumilus* (modificado de González Ruiz et al. 2013); **B**, *Pliodasypus vergelianus*; **C**, *Dasypus novemcinctus*.

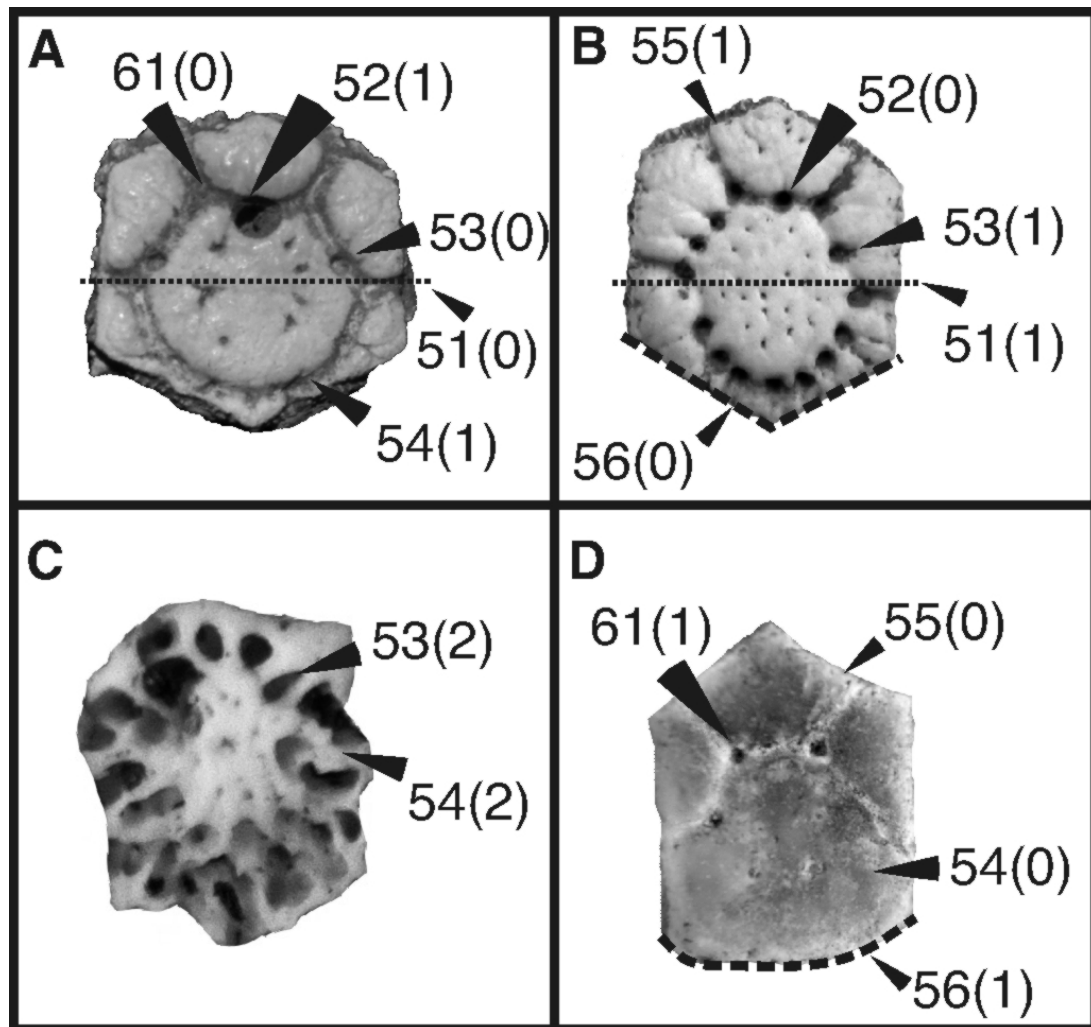


**Figura 5.25.** Carácter 48. **A**, *Dasyus yepesi*; **B**, *Propraopus sulcatus*.

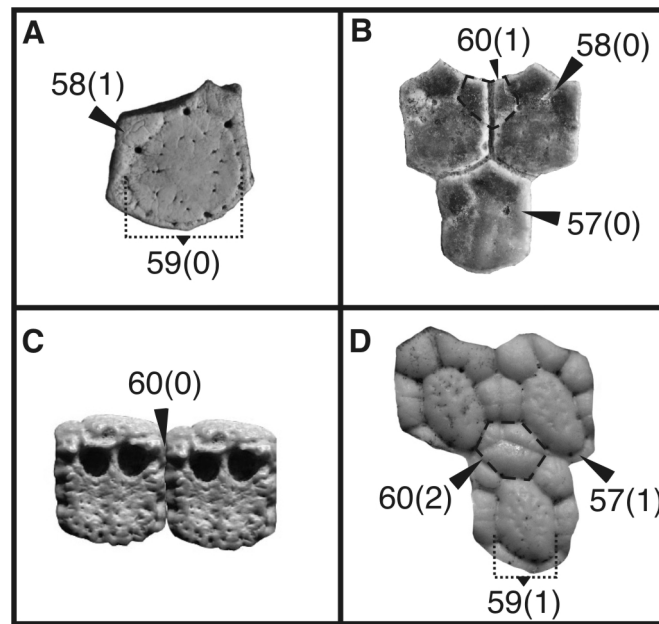


**Figura 5.26.** Caracteres 49 y 50. **A**, *Propraopus sulcatus*; **B**, *Cryptophractus pilosus*.

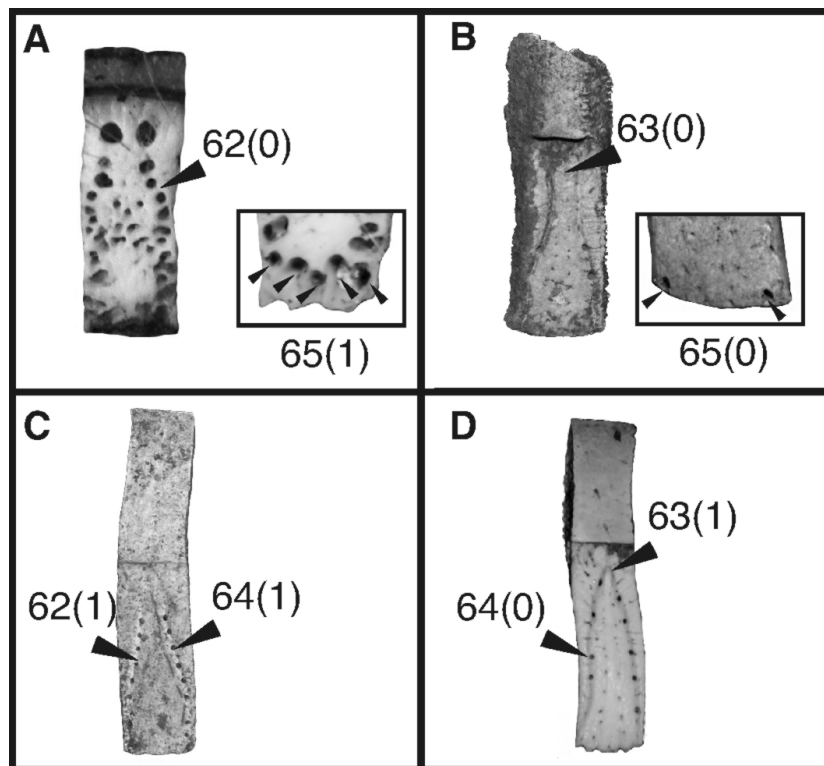




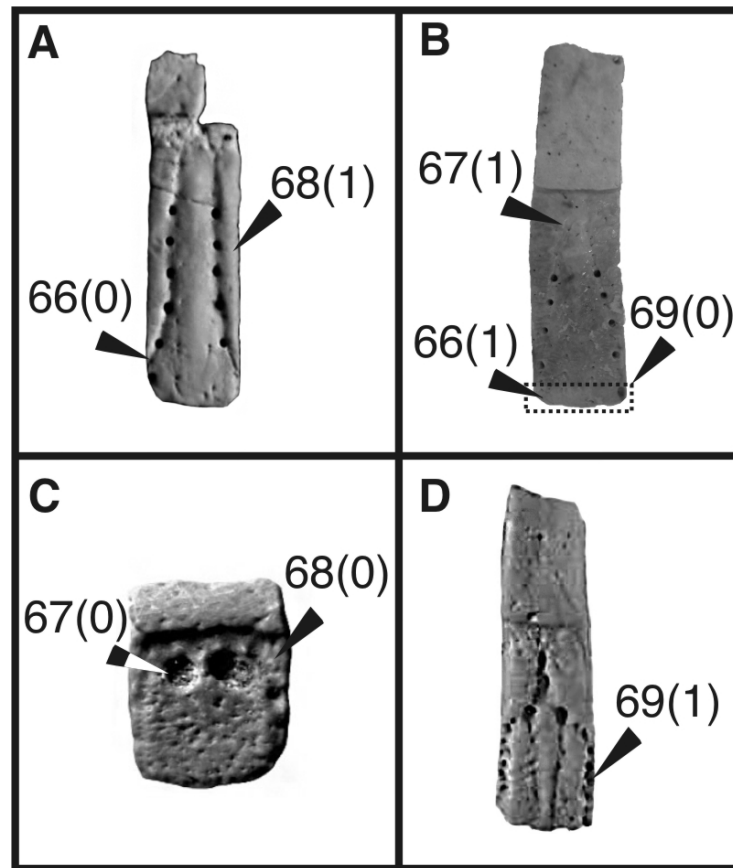
**Figura 5.27.** Caracteres 51, 52, 53, 54, 55, 56 y 61. **A**, *Propriaopus sulcatus*; **B**, *Dasypus punctatus*; **C**, *Cryptophractus pilosus*; **D**, *Anadasypus hondanus*.



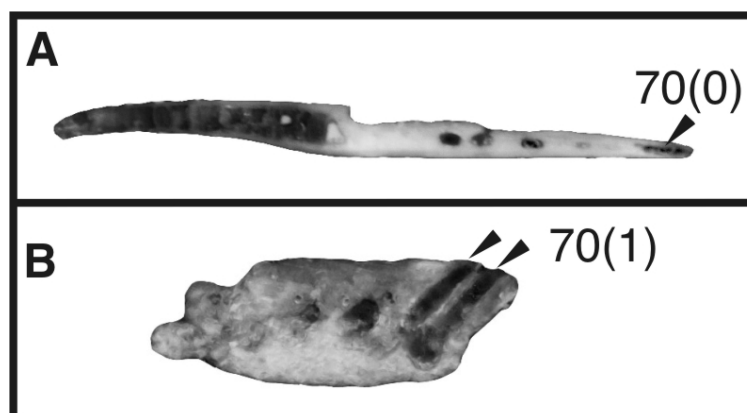
**Figura 5.28.** Caracteres 57, 58, 59 y 60. **A**, *Pliodasypus vergelianus*; **B**, *Anadasypus hondanus*; **C**, *Peltephilus pumilus* (modificado de González Ruiz et al. 2013); **D**, *Dasypus hybridus*.



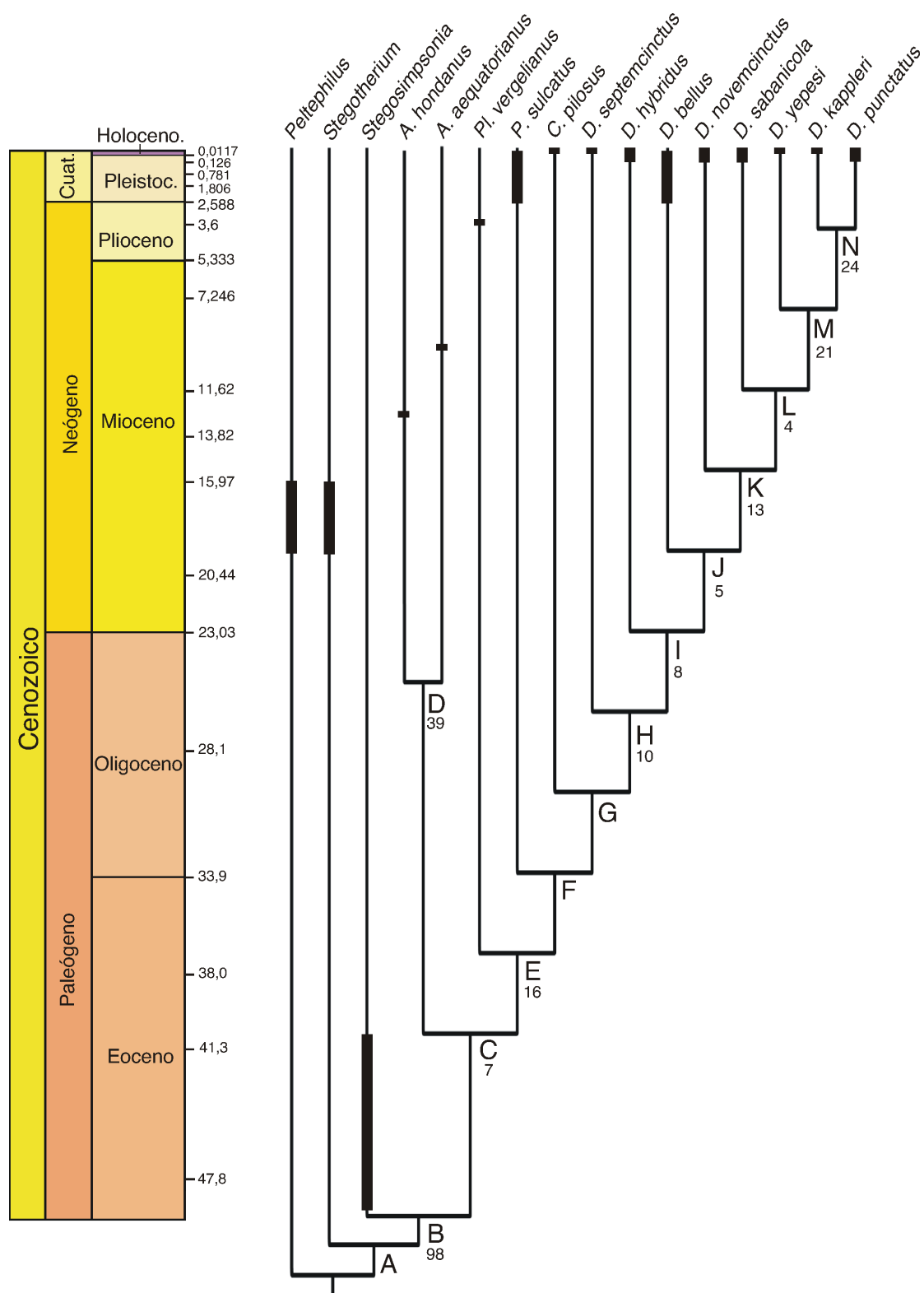
**Figura 5.29.** Caracteres 62, 63, 64 y 65. **A**, *Cryptophractus pilosus*; **B**, *Propraopus sulcatus*; **C**, *Dasypus bellus*; **D**, *Dasypus novemcinctus*.



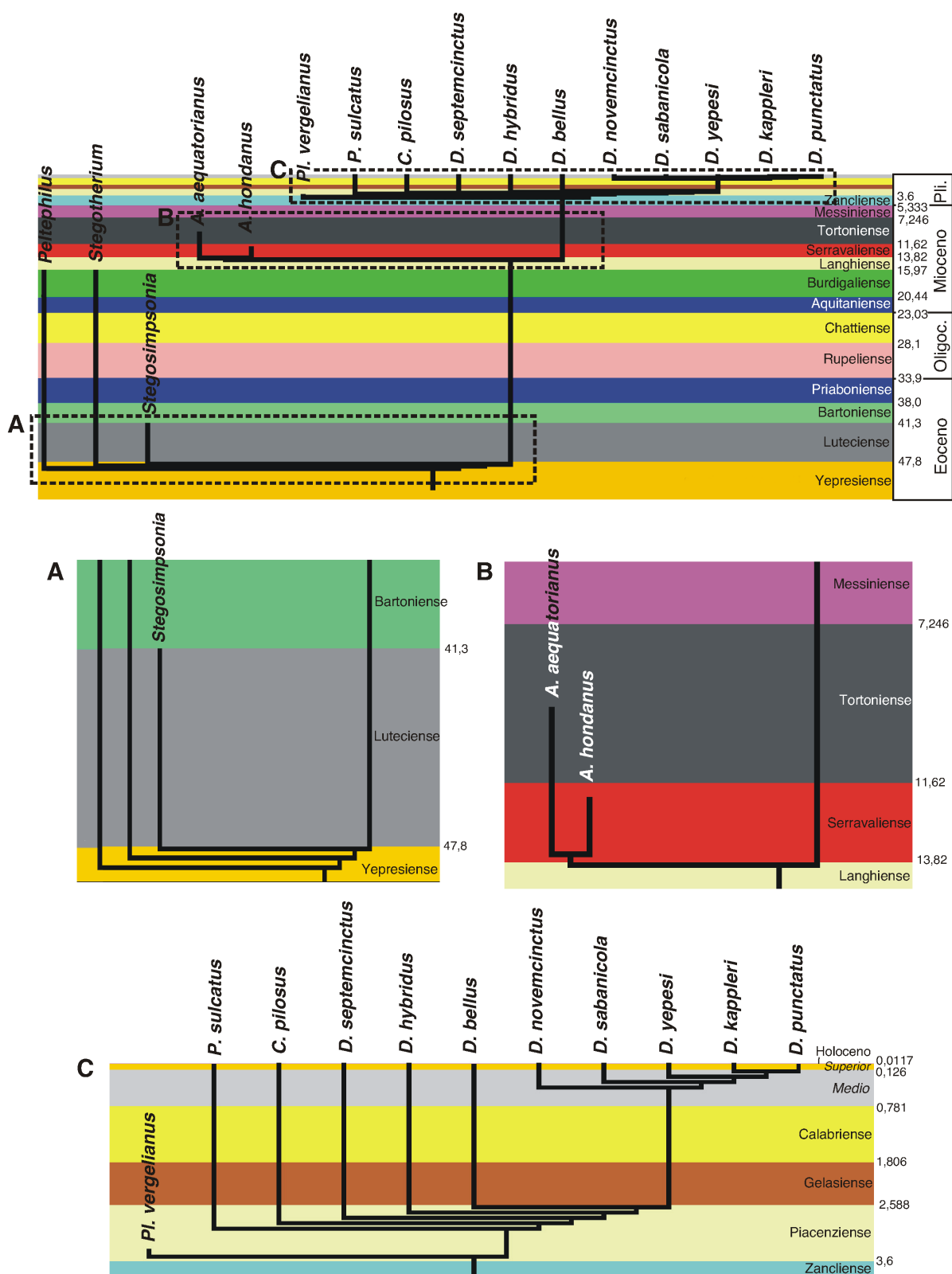
**Figura 5.30.** Caracteres 66, 67, 68 y 69. **A**, *Anadasypus aequatorianus*; **B**, *Dasypus bellus*; **C**, *Peltephilus pumilus* (modificado de González Ruiz et al. 2013); **D**, *Stegotherium variegatum*.



**Figura 5.31.** Carácter 70. **A**, *Dasypus novemcinctus*; **B**, *Stegotherium variegatum*.



**Figura 5.32.** Cladograma de los Dasypodinae obtenido en el análisis cladístico (136 pasos; IC=0,69; IRe= 0,65), nodos discutidos en el texto (A–N), *bootstrap* (para los nodos en que este valor es mayor que uno) y distribución cronológica de cada taxon (rectángulos negros).



**Figura 5.33.** Cladograma de la Figura 5.32 calibrado en la Escala Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al. 2013) utilizando la herramienta Stratigraphic Tools (Josse et al. 2006) del programa Mesquite (Maddison y Maddison 2007).

**Tabla 1.** Comparación entre los osteodermos fijos de los Dasypodini en cuanto a cantidad y distribución de forámenes. Abreviaturas: **sp**, surco principal; **sr**, surco radial

<b>Taxon</b>	<b>Forámenes en el sp; mín–máx (valor más frecuente)</b>	<b>Foramen en por lo menos una intersección entre sp y sr</b>	<b>Distribución de forámenes en el sp</b>
† <i>A. hondanus</i> <sup>(a)</sup>	2–5 (4)	Presente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>A. aequatorianus</i> <sup>(a)</sup>	4–6 (4)	Presente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(b)</sup>	4	n/a	En todo el surco
† <i>P. sulcatus</i>	2–5 (3)	Ausente	Restringidos a la mitad anterior
† <i>D. punctatus</i>	6–16 (10)	Presente	En todo el surco
† <i>D. bellus</i>	3–9 (4)	Raramente Presente	Pocos/ninguno en la mitad posterior
<i>D. novemcinctus</i>	2–9 (4)	Presente/Ausente	En todo el surco
<i>D. septemcinctus</i>	2–9 (4)	Presente/Ausente	Pocos/ninguno en la mitad posterior
<i>D. hybridus</i>	4–9 (6)	Presente	En todo el surco
<i>D. kappleri</i>	3–7/7–18 <sup>(c)</sup>	Presente	En todo el surco
<i>D. sabanicola</i> <sup>(d)</sup>	1–5	Presente	En todo el surco
<i>D. yepesi</i>	3–8 (4)	Presente	En todo el surco
<i>C. pilosus</i> <sup>(e)</sup>	27–38 (32)	n/a	En todo el osteodermo

<sup>(a)</sup> surco principal restringido a la mitad anterior del osteodermo

<sup>(b)</sup> basado en un único osteodermo, AMU-CURS 192A; n/a debido a la ausencia de surcos radiales

<sup>(c)</sup> escapulares/pélvicos; separados por la gran discrepancia entre ambos escudos

<sup>(d)</sup> Rincón et al. (2008)

<sup>(e)</sup> no presenta surco principal ni surcos radiales

**Tabla 2.** Comparación entre los osteodermos móviles de los Dasypodini. Abreviaturas: **bp**, borde posterior; **sp**, surcos principales

<b>Taxon</b>	<b>sp conectados anteriormente</b>	<b>Forámenes en los sp; mín-máx (valor más frecuente)</b>	<b>Forámenes en el bp; mín-máx (valor más frecuente)</b>
† <i>A. hondanus</i>	Ausente	6–8 (7)	1–2 (1)
† <i>A. aequatorianus</i>	Ausente	8–10 (9)	1–2 (1)
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	?	7	3
† <i>P. sulcatus</i>	Ausente	2–8 (4)	1–3 (2)
† <i>D. punctatus</i>	Raramente presente	9–18 (12)	4–7 (5)
† <i>D. bellus</i>	Ausente	5–18 (10)	1–4 (2)
<i>D. novemcinctus</i>	Comúnmente presente (80%)	6–13 (10)	1–4 (4)
<i>D. septemcinctus</i>	Ausente	3–9 (7)	1–4 (3)
<i>D. hybridus</i>	Raramente presente	5–12 (7)	1–4 (2)
<i>D. kappleri</i>	Presente/Ausente	6–14 (8)	2–4 (2)
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	?	2–7	3–4
<i>D. yepesi</i>	Presente/Ausente	4–9 (7)	2–3
<i>C. pilosus</i>	n/a <sup>(c)</sup>	21–35 (27)	6–10 (8)

<sup>(a)</sup> basado en un único osteoderma parcial, AMU-CURS 192C;

<sup>(b)</sup> basado en Rincón et al. (2008)

<sup>(c)</sup> no presenta surcos principales

**Tabla 3.** Rango de medidas de los osteoderms fijos (mm) de los Dasypodini. Abreviaturas: **AP**, longitud antero-posterior sobre la línea media; **AM**, ancho máximo; **E**, espesor máximo del cuarto posterior sobre la línea media

<b>Taxon</b>	<b>AP</b>	<b>AM</b>	<b>E</b>
† <i>A. hondanus</i>	6,5–9,5	6,3–9,3	3,3–3,9
† <i>A. aequatorianus</i>	6,4–9,5	5,9–7,5	2,9–4,1
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	12,4	12,2	4,2
† <i>P. sulcatus</i>	9,6–19,3	4,8–18,6	4,1–7,2
† <i>D. punctatus</i>	8,3–10,9	6,3–9,3	3,3–3,9
† <i>D. bellus</i>	8,5–17,6	7,5–14,9	3,1–5,9
<i>D. novemcinctus</i>	4,2–7,7	4,0–6,4	1,2–1,9
<i>D. septemcinctus</i>	3,7–6,8	3,8–6,6	?
<i>D. hybridus</i>	4,6–7,9	4,0–6,6	1,4–1,6
<i>D. kappleri</i>	8,1–12,1	5,5–7,3	?
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	4,3–6,9	4,2–6,3	?
<i>D. yepesi</i>	3,1–5,6	3,2–5,1	1,4–1,6
<i>C. pilosus</i>	4,1–6,6	3,9–5,7	1,3–2,0

<sup>(a)</sup> basado en un único osteodermo, AMU-CURS 192A

<sup>(b)</sup> basado en Rincón et al. (2008)



**Tabla 4.** Rango de medidas de los osteoderms móviles (mm) de los Dasypodini. Abreviaturas: AP-po, longitud de la porción ornamentada; AM, ancho máximo; E-dh, espesor en la depresión horizontal

<b>Taxon</b>	<b>AP-po</b>	<b>AM</b>	<b>E-dh</b>
† <i>A. hondanus</i>	15,9–19,7	4,9–723	2,5–3,0
† <i>A. aequatorianus</i>	26,9–32,9	6,3–9,0	3,7–4,2
† <i>Pl. vergelianus</i> <sup>(a)</sup>	?	12,7	?
† <i>P. sulcatus</i>	25,7–40,0	11,6–15,7	2,6–4,4
† <i>D. punctatus</i>	18,8–30,8	7,1–11,8	?
† <i>D. bellus</i>	17,2–40,5	8,5–13,7	3,0–5,5
<i>D. novemcinctus</i>	10,6–19,2	5,2–6,9	1,4–2,2
<i>D. septemcinctus</i>	6,8–13,2	2,9–4,2	?
<i>D. hybridus</i>	11,7–14,9	4,0–4,9	1,4–1,6
<i>D. kappleri</i>	16,9–18,7	5,1–7,6	?
<i>D. sabanicola</i> <sup>(b)</sup>	14,9	4,3	?
<i>D. yepesi</i>	10,5–14,9	3,1–5,0	1,3–1,7
<i>C. pilosus</i>	9,3–9,7	3,0–4,6	1,4–1,6

<sup>(a)</sup> basado en un único osteoderma, AMU-CURS 192C

<sup>(b)</sup> basado en Rincón et al. (2008)

**Tabla 5.** Rangos de medidas craneanas y corporales (mm) de adultos de los Dasypodini actuales, según las observaciones recopiladas por Wetzel y Mondolfi (1979), Wetzel (1985), Vizcaíno (1995), Eisenberg y Redford (1999a,b), Castro et al. (2014b) y en la presente tesis. Abreviaturas: **AC**, ancho bicigomático; **BM**, número de bandas totalmente móviles; **IR**, índice rostral; **LC**, longitud de la cola; **LCC**, longitud cabeza–cuerpo; **LMC**, longitud máxima del cráneo; **LR**, longitud del rostro al nivel sagital; **NB4**, número de osteodermos en la cuarta banda móvil; **P**, peso (kg)

	<i>D. novemcinctus</i>	<i>D. septemcinctus</i>	<i>D. hybridus</i>	<i>D. kappleri</i>	<i>D. sabanicola</i>	<i>D. yepesi</i>	<i>C. pilosus</i>
LMC	78,7–110,9	55,4–74,5	66,3–75,5	112,1–135,0	60,0–72,1	71,1–71,4	88,0–110,7
LR	43,6–67,1	31,4–41,3	37,0–42,7	68,9–90,5	33,0–42,7	39,5	57,8–75,2
IR	0,59–0,61	0,53–0,57	0,55–0,58	0,62–0,67	0,54–0,58	0,55	0,62–0,69
AC	34,5–48,0	25,0–30,5	29,5–32,8	46,0–55,3	28,2–33,4	31,7–31,8	32,1–36,2
LCC	324–573	240–305	281–312	510–575	253–314	307–315	348–489
LC	211–450	125–170	132–191	325–483	175–205	183–230	252–268 <sup>(a)</sup>
P	2,0–6,5	1,5–1,8	1,1–2,0	8,5–13	1,0–2,0	?	1,4–2,3
BM	7–10	6–7	6–8	7–8	7–9	7–9	9–11
NB4	54–65	43–50	50–62	51–62	46–55	51–63	?

<sup>(a)</sup> hasta 310 según Wetzel y Mondolfi (1979), pero esta medida no fue corroborada y dista en mucho de la encontrada por Castro et al. (2014b).

**Apéndice 1.** Ejemplares de Dasypodini examinados para el estudio comparativo y análisis cladístico.

- *Anadasypus hondanus*: IGM 183499 (holotipo), IGM 183320, IGM 183372, IGM 183448, IGM 183529, IGM 183722, IGM 183862, IGM 184523, UCMP 37408A, UCMP 38440, UCMP 38723A, UCMP 39641, UCMP 40015, UCMP 40066, UCMP 41161, UCMP 41798, UCMP 41799.

- *Anadasypus aequatorianus*: MEPN 4363 (holotipo) y MEPN 4361.

- *Anadasypus* sp. nov.?: LPP/UFAC 5384, AMNH 55757.

- *Pliodasypus vergelianus*: AMU-CURS 192A (holotipo), AMU-CURS 192B, AMU-CURS 192C.

- *Propraopus sulcatus*: AMNH 11261; CTES-PZ AT 04-45; FLMNH 91288, FLMNH 92404, FLMNH 150645 (parcialmente); MACN 1610, MACN 1630, MACN 2248, MACN 6166, MACN 6985, MACN 7027, MACN 8959, MACN 10068, MACN 10085, MACN 13017, MACN 13837, MACN 17989; MACN-A 1170, MACN-A 10989; MLP 52-IX-28-3, MLP 52-X-1-43, MLP 52-X-2-17, MLP 52-X-3-97, MLP 58-IX-3-26, MLP 69-VIII-5-3, MLP 69-VIII-8-8, MLP 69-VIII-22-3, MLP 69-VIII-22-3, MLP 69-VIII-25-10, MLP 69-IX-9-9, MLP 69-XII-26-4, MLP 76-VII-1-1, MLP 86-VI-23-34 a 48, MLP 90-V-1-4, MLP 91-IV-15-34, MLP 91-IV-15-41, MLP 91-IV-15-42, MLP 91-IV-15-44, MLP 91-IV-25-183; MCL 20984/09, 10, 12, 13; MHN 182, MHN 245, MHN 959, MHN 960, MHN 962–964, MHN 971–981, MHN P200; PVL 4720; UNIRIO-PM 1120–1164; fotos en Winge (1915: pl. V.3, 4).

- *Dasypus bellus*: AMNH 23542 (holotipo), AMNH 23543–23546 (paratipos), AMNH 23433, AMNH 23470, AMNH 23583–23585, AMNH 45746, AMNH 96325–96328, AMNH 96330, AMNH 99231, AMNH 99232, AMNH 99263, AMNH 108484 y 108485 (calcos); AMNH Fla 1208–1212, AMNH Fla 1217, AMNH Fla 70-1167, AMNH Fla 70-1168, AMNH Fla 75-1337, AMNH Fla 75-1338, AMNH Fla 89-1625, AMNH Fla 101-1873, AMNH Fla 101-1916, AMNH Fla 250-6665, AMNH Fla 253-6680; FLMNH 2403, FLMNH 2478 (muestreado para paleohistología), FLMNH 2910, FLMNH 2932, FLMNH 3324, FLMNH 3350, FLMNH 9358, FLMNH 16687, FLMNH 16690, FLMNH 16691, FLMNH 16698, FLMNH 22696, FLMNH 24843, FLMNH 24844, FLMNH 24935, FLMNH 24938, FLMNH 24949, FLMNH 61906, FLMNH 114539, FLMNH 126325, FLMNH 130011, FLMNH 135630, FLMNH 135636–135638, FLMNH 135650, FLMNH 178509–178545, FLMNH 201289, FLMNH 219980 y 219981 (preparados paleohistológicas), FLMNH 223819, FLMNH 223919, FLMNH 224001, FLMNH 224494, FLMNH 224700, FLMNH 224800, FLMNH 234493, FLMNH 224494, FLMNH 234498, FLMNH 241312–241315, FLMNH 241325, FLMNH 241342, FLMNH 243460, FLMNH 245214, FLMNH 246956, FLMNH 247957, FLMNH 261943.

- *Dasypus punctatus*: Fotos de ZMK 1/1845: 13767 (lectotipo); MCN 009, MCN 014; MCL 20984/03, /05, /07, /11, MCL 21001, MCL 30676–30705; MN 552-V; fotos en Winge (1915, pl. V.1, 2 y pl. VI).

- *Dasypus novemcinctus*: Fotos de NRM 532077 (tipo); AMNH 55771 (fósil), AMNH 5942, AMNH 29828, AMNH 32356, AMNH 33149, AMNH 42441, AMNH 42883, AMNH 42914, AMNH 46600, AMNH 93116, AMNH 133261, AMNH 133266, AMNH 133267, AMNH 136252, AMNH 136254, AMNH 140496 (identificado equivocadamente como *D. kappleri*), AMNH 147494, AMNH 172715, AMNH 176676, AMNH 177078, AMNH 205726, AMNH 205727, AMNH 208100, AMNH 211669–211674, AMNH 215067, AMNH 242337, AMNH 255865, AMNH

255866, AMNH 255868, AMNH 255869, AMNH 261306, AMNH 262659; MCL 30644–30653 (fósiles); MCN-MA 99, MCN-MA 986, MCN-MA 2788, MCN-MA 2836, MCN-MA 3021; MLP 01.I.03.74 a 01.I.03.76, MLP 02.III.00.14, MLP 02.X.02.1; MN 5006, MN 5789, MN 24465, MN 26915, MN 27945, MN 42850, MN 30687, MN 24465, MN 10044, MN 51653, MN 73301; MZUSP 7996, MZUSP 10431, MZUSP 13800, MZUSP 13801, MZUSP 20189.

- *Dasypus septemcinctus*: AMNH 133258 (identificado equivocadamente como *D. hybridus*); MLP 1877; MN 1048, MN 2366, 2367, MN 2370, MN 2693, MN 4291, MN 10062, MN 10071, MN 10091, MN 24022, MN 23989, MN 23997, MN 24005, MN 24007, MN 24024, MN 24094, MN 24469, MN 41960, MN 41961, MN 51652, MN 53376, MN 55051–53, MN 59336, MN 59478, MN 63454, MN 68375; MZUSP 5111, MZUSP 8111, MZUSP 19983, MZUSP 19984.

- *Dasypus hybridus*: AAC 7, AAC 12; AMNH 205692–205695, AMNH 205706, AMNH 205707; MLP 1-I-03-65, MLP 1-I-03-67, MLP 1-I-03-69, MLP 1-I-03-70, MLP 3-X-94-3, MLP 3-X-96-1.

- *Dasypus kappleri*: AMNH 48131, AMNH 48132, AMNH 48222, AMNH 64118, AMNH 64119, AMNH 76573, AMNH 76574, AMNH 76933, AMNH 77755, AMNH 98464, AMNH 98812, AMNH 136251, AMNH 136253, AMNH 136255, AMNH 267011; MN 20581, MN 26931, MN 42853, MN 42854; MUSM 697, MUSM 11083, MUSM 23073; MZUSP 8950, MZUSP 24798.

- *Dasypus sabanicola*: Fotos de MEBRG 965 (holotipo); MLP 22.II.00.6.

- *Dasypus yepesi*: MLP 30-III-90-8 (holotipo), MLP 30-III-90-1, MLP 30-III-90-2, MLP 30-III-90-3, MLP 30-III-90-4, 3 MLP 0-III-90-5, MLP 30-III-90-7, MLP 10.II.99.6.

- *Cryptophractus pilosus*: Fotos de NMW 222 (holotipo); MUSM 2056; MUSM 7499, MUSM 7500, MUSM 7501, MUSM 7502, MUSM 7503, MUSM 7504, MUSM 7505, MUSM 24214, MUSM-ING 633, MUSM-CT 1312. Fotos de IRSNB 291536; LSU 21888; MSB:Mamm 49990.

**Apéndice 2.** Otros cingulados examinados para el estudio comparativo y análisis cladístico.

*Eocoleophorus glyptodontoides*: MN 4593–99-V, MN 4600–4602-V, MN 4604-V, MN 4607-V, MN 4607-V, MN 4611-V, MN 4615-V; VT 559, VT 560, VT 1080, VT 1089, VT 1090, VT 1095, VT 1395, VT 1397, VT 1429, VT 1442, VT 1468.

*Nanoastegotherium prostaticum*: IGM 183912 (holotipo).

*Pachyarmatherium leisey*: FLMNH 64347 (holotipo), FLMNH 67099, FLMNH 80371, FLMNH 81624, FLMNH 81807 (paratipos), FLMNH 85271, FLMNH 86400, FLMNH 86450, FLMNH 87442, FLMNH 178504–178508, FLMNH 131969–131974, FLMNH 132042–132045, FLMNH 132053, FLMNH 135635, FLMNH 135639, FLMNH 135640, FLMNH 135668, FLMNH 142208–142211, FLMNH 224501–224506, FLMNH 255211 (muestrado para paleohistología).

*Pachyarmatherium cf. brasiliense*: MCL 20999; MCT-M 562.

*Peltephilus ferox*: MACN A 7784–7798.

*Riostegotherium yanei*: AMNH 109565 (calcos); MCN 1774 (holotipo), MCN 1775–1779; MCT 1311-LE; MLP 75-XII-26-1 a 8; UFRJ-DG 317M.

*Stegotherium tauberi*: YPM-VPPU 15565, YPM-VPPU 15566.

*Stegotherium variegatum*: AR 10-133

**Apéndice 3.** Matriz OTU x Carácter. Símbolos y Abreviaturas: (?) entrada faltante; (–) no aplicable; (&) y; (/) o; (A) 0&1; (B) 1&2; (C) 0&2; (D) 2&3; (E) 0&1&2; (F) 1&2&3; (G) 2&3&4; (H) 0/1/2; (I) 1/2.

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
<i>Peltephilus</i>	21102	00020	000?0	00011	00000	10310	10000	01000	04010	00?00	-1020	A-1-0	-0--1	-0000
<i>Stegosimpsonia</i> sp.	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??10	21001	10100	00111	-1001 01100
<i>Stegotherium</i>	EB110	00031	12100	02110	01000	0000?	00011	0000?	14?10	C0010	-1220	0-10A	-0--1	-0A11
<i>Anadasypus hondanus</i>	?????	?????	?0?11	????1	111?1	?0?00	00??2	0?11?	??11?	21?01	00000	10001	11000	01100
<i>Anadasypus aequatorianus</i>	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??01	21?01	00100	10001	11000	0110?
<i>Pliodasypus vergelianus</i>	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??0?	11?01	10011	0110?	-1??0	1?10?
<i>Propraopus sulcatus</i>	3?001	102?1	10?11	11001	111?0	0??1?	000?2	1?11?	20?01	21101	01011	01012	01000	11100
<i>Cryptophractus pilosus</i>	DF001	10132	10011	1000A	1111A	10000	A0112	11112	23301	21010	-0211	01112	-0--1	-010?
<i>Dasypus bellus</i>	2B0??	?11?2	1??1	1??1	11??1	10?H?	0??2	1?11?	12?01	21?01	10111	01012	11111	11100
<i>Dasypus punctatus</i>	32?0?	112?2	10??1	?10??	?????	01310	11??I	?????	??01	21?01	10111	01012	11111	11100
<i>Dasypus novemcinctus</i>	GF001	11122	1A011	10001	A0111	11221	00112	1011B	22101	21001	10111	01012	11101	11100
<i>Dasypus septemcinctus</i>	FE001	10102	10011	10001	A01?1	10200	00202	10112	20101	21001	10111	01012	11?01	1110?
<i>Dasypus hybridus</i>	FB001	11112	11011	10001	A0111	10200	00102	10112	20201	21001	10111	01012	11101	11100
<i>Dasypus kappleri</i>	DF001	111B2	00011	11001	A011A	11131	11112	10111	21301	21001	11111	01012	11101	1110?
<i>Dasypus sabanicola</i>	FE001	11112	10011	10001	00??1	11221	00102	10112	21?01	21001	10011	01012	11001	1110?
<i>Dasypus yepesi</i>	D2001	111B2	11011	11001	00111	11321	10102	10112	21101	21001	10111	01012	11100	1110?